

UNIVERSIDAD COMPLUTENSE DE MADRID

FACULTAD DE PSICOLOGÍA

**Departamento de Psicología Básica II
(Procesos Cognitivos)**



TESIS DOCTORAL

**Correlatos neurales de la privación visual a corto plazo en
humanos durante tareas de memoria háptica: un estudio
EEG/ERP**

MEMORIA PARA OPTAR AL GRADO DE DOCTOR

PRESENTADA POR

Gerardo Santaniello

Directores

**José Antonio Hinojosa Poveda
Manuel Sebastián Carrasco**

Madrid, 2017



UNIVERSIDAD
COMPLUTENSE
MADRID

TESIS DOCTORAL

**CORRELATOS NEURALES DE LA PRIVACIÓN VISUAL
A CORTO PLAZO EN HUMANOS DURANTE TAREAS DE
MEMORIA HÁPTICA: UN ESTUDIO EEG/ERP**

Gerardo Santaniello

Directores:

Dr. José Antonio Hinojosa Poveda
Dr. Manuel Sebastián Carrasco

Doctorado en Neurociencia

Departamento de Psicología Básica II
Facultad de Psicología
Universidad Complutense de Madrid

Madrid, 2016

AGRADECIMIENTOS

A mi familia, los únicos que siempre me han apoyado y creído en mí.

A los Dres. Manuel Sebastián Carrasco y José Antonio Hinojosa Poveda, dos directores que con el paso del tiempo se han convertido en dos amigos. Sin ellos, sencillamente, este trabajo no hubiera sido el mismo.

A Marta, quien durante mucho tiempo ha formado parte de mi vida.

Al Prof. Santiago Estaún Ferrer, quien me introdujo en el mundo del tacto y de la privación visual.

ÍNDICE

AGRADECIMIENTOS	3
RESUMEN EN INGLÉS	8
RESUMEN EN ESPAÑOL	13
LISTA DE SÍMBOLOS	18
LISTA DE SIGLAS.....	19
LISTA DE ABREVIATURAS.....	20
LISTA DE FIGURAS	21
LISTA DE TABLAS.....	23
CAPÍTULO 1 INTRODUCCIÓN: PLASTICIDAD CEREBRAL Y PRIVACIÓN VISUAL A CORTO PLAZO	25
CAPÍTULO 2 EFECTOS DE LA PRIVACIÓN VISUAL A CORTO PLAZO SOBRE LOS CORRELATOS NEURALES Y CONDUCTUALES DE LA MEMORIA HÁPTICA DE RECONOCIMIENTO	35
2.1. Introducción	36
2.2 Método	39
2.2.1 Participantes	39
2.2.2 Material	40
2.2.3 Procedimiento de privación visual	41
2.2.4 Procedimiento.....	42
2.2.4 Registro de EEG.....	45
2.3 Análisis de datos	46
2.3.1 Datos Conductuales.....	46
2.3.1.1 Tiempos de Exploración.....	46
2.3.1.2 Precisión.....	46
2.3.1.3 Tareas verbales de Recuerdo y Reconocimiento.....	47
2.3.2 Datos EEG.....	47

2.3.2.1 Análisis de los ERPs	50
2.3.2.2 Análisis de tiempo-frecuencia	54
2.3.3 sLORETA.....	55
2.4 Resultados	56
2.4.1 Datos conductuales.....	56
2.4.1.1 Tiempos de exploración	56
2.4.1.2 Precisión.....	57
2.4.1.3 Test de recuerdo libre	57
2.4.1.4 Test de reconocimiento verbal	58
2.4.2 Datos EEG.....	58
2.4.2.1 ERPs.....	58
2.4.2.2 Tiempo-Frecuencia.....	67
2.4.2.3 sLORETA.....	76
2.5 Discusión.....	78
2.5.1 El efecto de privación visual a corto plazo en las tareas de conducta	78
2.5.2 El efecto de privación visual a corto plazo en los ERPs	79
2.5.3 El efecto de privación visual a corto plazo en las oscilaciones	81
2.5.4. sLORETA.....	84
2.6 Conclusión.....	85
CAPÍTULO 3 EFECTOS DE LA PRIVACIÓN VISUAL A CORTO PLAZO SOBRE LOS CORRELATOS NEURALES Y CONDUCTUALES DEL PRIMING HÁPTICO	87
3.1 Introducción	88
3.2 Método	91
3.2.1 Participantes	91
3.2.2 Materiales y estímulos.....	91
3.2.3 Procedimiento de privación visual	92
3.2.4 Procedimiento de presentación de estímulos.....	92
3.2.5 Registro de EEG.....	93

3.3 Análisis de datos	94
3.3.1 Datos Conductuales.....	94
3.3.1.1 Tiempos de Exploración.....	95
3.3.1.2 Precisión	95
3.3.1.3 Tareas verbales de Recuerdo y Reconocimiento.....	95
3.3.2 Datos EEG.....	95
3.3.2.1 Análisis de los ERPs	98
3.3.2.2 Análisis de tiempo-frecuencia.....	101
3.3.3 sLORETA.....	102
3.4 Resultados	102
3.4.1 Datos conductuales.....	102
3.4.1.1 Tiempos de exploración	102
3.4.1.2 Precisión	103
3.4.1.3 Test de recuerdo libre	103
3.4.1.4 Test de reconocimiento verbal	104
3.4.2 Datos EEG.....	104
3.4.2.1 ERPs.....	104
3.4.2.2 Tiempo-Frecuencia.....	113
3.4.2.3 sLORETA.....	122
3.5 Discusión.....	122
3.5.1 El efecto de privación visual a corto plazo en las tareas de conducta	122
3.5.2 El efecto de privación visual a corto plazo en los ERPs	124
3.5.3 El efecto de privación visual a corto plazo en las oscilaciones	125
3.5.4 sLORETA.....	128
3.6 Conclusión.....	128
CAPÍTULO 4 CONCLUSIONES: EFECTOS DE LA PRIVACIÓN VISUAL A CORTO PLAZO SOBRE LA MEMORIA	
HÁPTICA	131
4.1 Efectos de la privación visual sobre la memoria háptica de reconocimiento	132

4.2 Efectos de la privación visual sobre el <i>priming</i> háptico.....	132
4.3 Efectos de la privación visual sobre la conducta y la actividad oscilatoria cerebral.....	133
4.4 Futuras líneas de investigación	137
4.5 Conclusiones	138
REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS	139
APÉNDICE DOCUMENTAL.....	156

RESUMEN EN INGLÉS

NEURAL CORRELATES OF SHORT-TERM VISUAL DEPRIVATION IN HUMANS DURING HAPTIC MEMORY TASKS: AN EEG/ERP STUDY

Introduction

According to Pascual-Leone and Hamilton (2001), the brain could be organized in a metamodal structure where different areas would be able to process information irrespective of the sensorial modality originally used to perceive it. In this view, neural connections between sensory cortices would usually remain in latent state since particular brain areas would be dominant for a specific modality. Nevertheless, transitory states of visual deprivation (e.g., 5 days of continuous blindfolding) may unmask these neural connections between primary sensory areas (Pascual-Leone y Hamilton, 2001), leading to behavioral benefits in tactile tasks performance (Kauffman et al., 2002; Pascual-Leone and Hamilton, 2001).

Interestingly, this phenomenon has been found with even shorter periods of blindfolding. On a physiological level, an increased excitability of the primary occipital area (V1) associated with reduced phonosphere perception threshold occur just after 45 minutes of visual deprivation Boroojerdi et al. (2000). In addition, short-term visual deprivation seems to induce stronger deactivation in extraestriate (V3A) and parietal regions (vIPS) during the processing of tactile 2D shapes (Weisser et al., 2005). Furthermore, this deactivation has been related to an enhanced behavioral performance (Weisser et al., 2005). Gabaergic modulations are supposed to be responsible for this short-term plastic effect (Boroojerdi et al., 2001).

Similar results have been described when blind participants outperform sighted participants during tactile perceptual tasks (Alary et al., 2009; Goldreich, Kanics, 2003; Sathian and Stilla, 2010; Wong et al., 2011a). Furthermore, benefits in blind people have also been demonstrated in tactile spatial memory studies (Davidson,

Barnes, Mullen, 1974, D'angiulli and Waraich, 2002). Although the impact of short-term visual deprivation on memory processes has been investigated in animals (Worsham and D'Amato, 1973; Grimm and Samuel, 1976), research in humans has neglected this field.

In the last twenty years, the relationship between the tactile and visual system have been widely investigated in haptic memory studies. For instance, results from cross-modal priming studies suggest that touch and vision share amodal object representations (Easton et al., 1997; Reales and Ballesteros, 1999) that rely on common neural substrates (James, 2002).

On the other hand, the neural correlates of haptic memory have been recently studied by recording EEG data during explicit recognition and priming tasks. In explicit memory tasks using the old/new paradigm, stimulus repetition implicates faster reaction times (Craddock and Lawson., 2008; Ballesteros, Reales and Manga, 1999; Sebastián, Reales and Ballesteros 2011) as well as enhanced voltage positivity between 550–750 ms (Sebastián, Reales and Ballesteros, 2011). Furthermore, this old/new effect it has been also associated with an increased synchronization in theta band (550–750 ms) and a stronger desynchronization of alpha frequency (400–600 ms), as revealed by time/frequency analyses. Finally, the old/new effect has been described in fMRI studies, where repeated stimuli lead to a more pronounced activation over frontal, temporal and parietal regions compared to novel items (see Rugg and Henson, 2002 and Vilberg and Rugg, 2008, for a review).

In priming studies, repetition induces shorter reaction times and lower error rates (Ballesteros, Reales and Manga, 1999; Craddock and Lawson, 2008) and is related to a positive deflection of voltage for the prime stimulus around 500–900 ms followed by an amplitude reduction between 1200–1500 ms. Both effects have been associated with facilitation effects (priming) and the explicit access to stimulus related information, respectively (Sebastián and Ballesteros, 2012). In the time/frequency dominion, priming effects have been described around 1250–1750 ms in upper alpha and lower beta bands, with repeated stimuli being associated to enhanced synchronization compared to novels. To conclude, fMRI studies indicate that the neural mechanisms underlying the behavioral priming effect could rely on the repetition suppression and/or repetition

enhancement effect, i.e. a reduction or an enhancement of activity following the prime stimulus presentation (see Segaert et al., 2013 and Tartaglia et al., 2015 for a review).

Objective

Most of the studies we have reviewed employed fMRI to find the brain areas involved in short-term visual deprivation. Nevertheless, to obtain precise information about the time course of this phenomenon require using high temporal precision techniques like EEG recordings. So in the present thesis dissertation, it is intended to study the neural correlates of short-term visual deprivation during the ongoing processing of familiar objects in two haptic memory tasks.

According to previous literature, we expect to find behavioral and ERP old/new effects observed in recognition tasks. However, participants deprived of vision should present faster reaction times and larger differences in ERP amplitudes as indicators of a larger memory effect. Regarding time-frequency measures, we should find larger synchronization in theta band as well as greater alpha power decreases following the presentation of repeated stimuli. Both effects should be even larger in the deprived group. In addition, we employed source analysis (sLORETA) to identify the neural origin of the old/new effect. Once again, deprived participants should present larger differences.

On the other hand, in the priming study, we should replicate the behavioral and ERP effects associated with repetition priming, i.e. faster reaction times and lower errors rate for prime compared to unstudied stimuli. Participants deprived of vision should perform the task faster and more accurately than controls. ERP repetition effects (i.e., an amplitude enhancement followed by amplitude reduction to primed stimuli) should present larger differences in the deprived as index of a larger memory effect. Finally, we expect to replicate the upper alpha and lower beta priming effects described in the time window between 1250–1750 ms. Larger differences between memory conditions should be observed in visual deprived group. As in the previous study, we employed source analysis (sLORETA) to identify the neural origin of the priming effect. We expect deprived participants should show larger differences.

All in all, results of the present doctoral dissertation would allow describing the time course of neural correlates of short-term visual deprivation during haptic memory

tasks and ultimately giving us the possibility to better understand the cognitive processes underlying this phenomenon.

Results

In the first study, we found a reliable behavioral old/new effect in both groups. Nevertheless, visual deprived participants were faster than controls when responding to novel stimuli, suggesting a faster access to its memory representation. The behavioral memory effect observed in both groups was accompanied by an enhanced positivity in the ERP (CPT) amplitude and an upper alpha reduction of desynchronization for repeated stimuli. Furthermore, deprived participants, showed an old/new memory effect starting from 1000 ms (OL) that was absent in the control group. This effect may be related with differences between groups in post-retrieval processes of monitoring/decision. On the other side, behavioral results may receive an explication observing the neural oscillatory activity of lower-1 alpha band, where increased desynchronization for new and reduced desynchronization for old stimuli was found for participants deprived of vision.

In the priming study, we observed faster reaction times for both the primed and unprimed objects in the deprived of vision compared to the control participants, even though both groups showed a robust priming effect. In the ERP measures, both groups showed a repetition effect of enhancement (P300) followed by a repetition reduction (P1330) to primed stimuli. Interestingly, the latter effect was temporally contiguous to the memory effect observed in the theta band. In this frequency, prime objects were associated to an increased synchronization compared to novel stimuli. Furthermore, deprived of vision participants showed a reduction in amplitude compared to controls (P300) that may represent differences in attention modulation. Finally, as in the previous study, deprived of vision participants showed more desynchronization for novel stimuli but reduced desynchronization for repeated stimuli in the lower-1 alpha band.

Conclusions

The main findings of the present dissertation are, first, that short-term visual deprivation lead to enhanced behavioral performance in haptic memory tasks. In particular we observed in both the studies faster reaction time in the visual deprivation

group compared to the control group. Second, that short-term visual deprivation implies changes in the oscillatory brain activity, probably related with attention modulations, which in turn could explain the behavioral benefits we have observed. Finally, we have demonstrated the occurrence of ERP repetition effects even following a period of short-term visual deprivation.

RESUMEN EN ESPAÑOL

CORRELATOS NEURALES DE LA PRIVACIÓN VISUAL A CORTO PLAZO EN HUMANOS DURANTE TAREAS DE MEMORIA HÁPTICA: UN ESTUDIO EEG/ERP

Introducción

De acuerdo con Pascual-Leone y Hamilton (2001), el cerebro podría estar organizado según una estructura metamodal en la que diferentes áreas serían capaces de procesar información independientemente de la modalidad sensorial con la que fue percibida. Según esta hipótesis, existirían conexiones neurales entre modalidades sensoriales que permanecen en estado latente mientras otras áreas corticales específicas serían las encargadas de procesar información obtenida mediante una determinada modalidad sensorial. No obstante, el transcurso de situaciones de privación visual permite revelar la existencia de dichas conexiones latentes (Pascual-Leone y Hamilton, 2001) y producir cambios conductuales en tareas táctiles (Kauffman y cols., 2002; Pascual-Leone y Hamilton, 2001).

Por otra parte, este fenómeno también se ha descrito tras periodos muy breves de privación visual. A nivel fisiológico, un aumento en la excitabilidad del córtex visual primario (V1) asociado con una reducción del umbral de detección de fosfenos se ha observado tras tan solo 45 minutos de privación visual (Boroojerdi y cols., 2000). Además, los periodos de privación visual parecen inducir una mayor deactivación de áreas extraestriadas (V3A) y parietales (vIPS) durante el procesamiento táctil de formas bidimensionales, permitiendo un mejor rendimiento conductual (Weisser y cols., 2005). En general, estos efectos de plasticidad a corto plazo parecen guardar estrecha relación con los cambios en la actividad GABAérgica, que se ha propuesto como una posible explicación del fenómeno (Boroojerdi y cols., 2001).

En tareas de percepción táctil, se han encontrado resultados similares con participantes ciegos que mostraban mejor rendimiento que los normovidentes (Alary y

cols., 2009; Goldreich, Kanics, 2003; Sathian y Stilla, 2010; Wong y cols., 2011a). Además, estos beneficios también se han descrito en tareas de memoria táctil (Davidson, Barnes, Mullen, 1974, D'angiulli y Waraich, 2002). Aunque el impacto de la privación visual a corto plazo en tareas de memoria se ha investigado en animales (Worsham y D'Amato, 1973; Grimm y Samuel, 1976), sus efectos sobre la memoria humana aún no se han estudiado directamente.

En los últimos años, la relación entre tacto y visión se ha estudiado con tareas de memoria háptica. Por ejemplo, resultados a partir de estudios sobre *priming* intermodal sugieren que ambos sistemas sensoriales podrían compartir tanto la misma representación del objeto (Easton et al., 1997; Reales and Ballesteros, 1999) como un sustrato neural subyacente (James, 2002).

Por otra parte, los correlatos neurales de memoria háptica se han descrito recientemente utilizando registros EEG tanto durante la realización de tareas de reconocimiento explícito, como de *priming*. En tareas explícitas que utilizaban el paradigma antiguo/nuevo, la repetición de los estímulos parece implicar tiempos de reacción más rápidos (Craddock y Lawson., 2008; Ballesteros, Reales y Manga, 1999; Sebastián, Reales y Ballesteros 2011) y un aumento del voltaje de los ERPs entre 550–750 ms (Sebastián, Reales y Ballesteros, 2011). Además, este efecto antiguo/nuevo también se ha asociado con aumentos de la sincronización en la banda theta (550–750 ms) y de la desincronización en la banda alfa entre 400–600 ms (Sebastián, Reales y Ballesteros, 2011). Por último, el efecto antiguo/nuevo descrito en estudios con fMRI se caracteriza una mayor activación en áreas frontales, temporales y/o parietales ante la presentación de estímulos repetidos (véase Rugg y Henson, 2002 y Vilberg y Rugg, 2008, para una revisión).

En estudios de *priming*, los estímulos primados inducen tiempos de reacción más breves y se acompañan de una tasas de error menor (Ballesteros, Reales y Manga, 1999; Craddock y Lawson, 2008). Además, se asocian con una deflexión positiva del voltaje entre 500–900 ms seguida por una reducción de la amplitud entre 1200–1500 ms. Estos efectos se han asociado respectivamente con el efecto de facilitación conductual (*priming*) y el acceso a la información explícita sobre las características del estímulo (Sebastián y Ballesteros, 2012). En el dominio del tiempo-frecuencia, se han observado efectos de repetición entre 1250–1750 ms en alfa alto y beta bajo, con los

estímulos repetidos asociándose a una mayor sincronización de actividad respecto a los nuevos. Para concluir, estudios fMRI sugieren que los mecanismos neurales que subyacen al efecto conductual de *priming* podrían causar un efecto de repetition suppression y/o de repetition enhancement, es decir, tanto una reducción como en aumento de actividad tras la presentación del estímulo primado (véase Segaeert y cols., 2013 y Tartaglia y cols., 2015 para una revisión).

Objetivo

La mayoría de estudios que hemos revisado han recurrido a técnicas como la fMRI para localizar y describir las áreas cerebrales involucradas en el proceso de privación visual a corto-plazo. No obstante, para obtener información precisa acerca del desarrollo temporal de este fenómeno es necesario utilizar técnicas de alta precisión temporal, como por ejemplo el EEG. Por tanto, la finalidad de la presente tesis doctoral es estudiar los correlatos neurales de la privación visual a corto plazo durante el procesamiento de objetos familiares en dos tareas de memoria háptica.

De acuerdo con la literatura descrita anteriormente, esperamos encontrar efectos antiguo/nuevo tanto en conducta como en la actividad ERP. Además, los participantes privados de la visión deberían presentar tiempos de reacción más rápidos y una mayor diferencia de voltaje entre los objetos nuevos y antiguos, reflejando un mayor efecto de memoria. En relación al tiempo-frecuencia, esperamos encontrar una mayor sincronización en theta y una mayor desincronización en alfa para los estímulos repetidos. Ambos efectos deberían de ser mayores en el grupo de los privados. Además, realizamos un análisis de fuentes (sLORETA) para identificar el origen neural del efecto antiguo/nuevo. En este análisis, el grupo de privados también debería presentar mayores diferencias en comparación con el grupo control.

En cuanto al estudio de *priming*, esperamos replicar el efecto conductual de memoria (esto es, tiempos de reacción más rápidos y menores tasas para los estímulos primados). Además, los participantes privados deberían realizar la tarea más rápidamente y con mayor precisión. En cuanto a los dos cambios que habitualmente se relacionan con el efecto ERP de repetición (es decir, un aumento de amplitud seguido por una reducción tras la presentación de los estímulos repetidos), cabe esperar que los participantes privados presenten una diferencia de amplitud que refleje un mayor efecto de memoria. Finalmente esperamos replicar los efectos de memoria observados en alfa

alto y beta bajo entre 1250–1750 ms. Los participantes privados también deberían mostrar diferencias mayores en esta medida de actividad cerebral. Por último, y al igual que en el estudio anterior empleamos un análisis de fuentes (sLORETA) para identificar el origen neural del efecto de *priming*. Esperamos que los privados muestren mayores diferencias entre estímulos primados y nuevos.

En su conjunto, los resultados de esta tesis doctoral permitirían describir los correlatos neurales asociados al desarrollo temporal de la privación visual a corto plazo durante las tareas de memoria háptica, mejorando nuestra comprensión sobre los procesos cognitivos que subyacen a este fenómeno de plasticidad cerebral.

Resultados

En el primer estudio, se encontró un robusto efecto antiguo/nuevo en ambos grupos. No obstante, el grupo de privados de la visión fue más rápido que los controles al identificar objetos nuevos, lo que parece sugerir que accedían más rápidamente a la representación del objeto en memoria. Por otra parte, el efecto conductual observado en ambos grupos se acompañó de un aumento de la positividad de los ERP (CPT) para los estímulos antiguos, así como de una reducción de la desincronización de la banda alfa alto en el análisis de tiempo-frecuencia. Además, los participantes privados mostraron un efecto antiguo/nuevo a partir de 1000 ms (OL) que no se observó en el grupo control. Este efecto sugiere que podrían haberse producido diferencias entre grupos en los procesos de monitorización/decisión. Por otra parte, los resultados conductuales pueden relacionarse con la actividad oscilatoria de la banda alfa bajo-1, donde se halló una mayor desincronización para los objetos nuevos y una menor desincronización para los repetidos en el grupo de privados.

En el estudio de *priming* ambos grupos exhibieron un robusto efecto de memoria, pero se observaron tiempos de reacción más rápidos en el grupo de privados tanto para los objetos primados como para los no primados. En los ERPs, ambos grupos mostraron los dos efectos de repetición esperados, uno aumento de amplitud en el componente P300 y una reducción de amplitud en el componente P1330. En la frecuencia theta, los estímulos primados se asociaban a una mayor sincronización que los objetos nuevos. Además, la amplitud del componente P300 era menor en el grupo de privados, lo que podría reflejar diferencias en el despliegue de recursos atencionales. Finalmente, al igual que en el estudio anterior, los participantes privados de la visión

mostraron una mayor desincronización para los estímulos nuevos y menor desincronización para los repetidos en la banda alfa bajo-1.

Conclusiones

Las principales aportaciones de esta tesis doctoral incluyen, en primer lugar, mostrar que la privación visual se asocia a un mejor rendimiento en tareas de memoria háptica. Concretamente, los tiempos de reacción se han demostrado más breves para los participantes privados de la visión en tareas directas e indirectas de memoria. En segundo lugar, mostrar que la privación visual a corto plazo implica cambios en la actividad oscilatoria cerebral. Estos cambios, probablemente relacionados con modulaciones atencionales, son evidentes en diferentes bandas de frecuencia EEG y parecen explicar los beneficios observados en la conducta. Finalmente, sus resultados confirman la presencia de efectos de repetición ERP en tareas de memoria háptica, demostrando además que dichos efectos también se observan tras un periodo de privación visual a corto plazo.

LISTA DE SÍMBOLOS

α	alfa
Ag	plata
$AgCl$	Cloruro de plata
β	beta
cm	centímetro cuadrado (unidad de longitud)
$D.T.$	Desviación Típica
ε	épsilon
F	F de Fisher
f	frecuencia
γ	gamma
Hz	hercio (unidad de frecuencia)
$K\Omega$	kilo-ohmio (unidad de resistencia o impedancia)
k	ensayo
M	media aritmética
mm	milímetro (unidad de longitud)
ms	milisegundo (unidad de tiempo)
MSe	Mean Squared error
μV	microvoltio (unidad de diferencia de potencial eléctrico)
n	tamaño muestral
η^2_p	eta cuadrado
φ	phi
π	pi
σ	sigma
t	t de Student
θ	theta
t	tiempo

LISTA DE SIGLAS

ACP	Análisis de Componentes Principales
BA	Brodmann Area
2D	Two Dimensional
3D	Three Dimensional
ANOVA	Analysis of Variance
ANCOVA	Analysis of Covariance
EEG	Electroencefalografía
ERP	Event-related potentials
EROs	Event-Related Oscillations
FIR	Finite Pulse Response
fMRI	functional Magnetic Resonance Imaging
GABA	Ácido γ -aminobutírico
HEOG	Horizontal Electro-Oculogram
ICA	Indipendent Component Analysis
IC	Intervalo de Confianza
LOC	Lateral Occipital Complex
IPS	Intra-parietal sulcus
MNI	Montreal Neurological Institute
ROI	Region of Interest
RT	Reaction Time
sLORETA	Standardized low-resolution brain electromagnetic tomography
TDU	Tongue Display Unit
TMS	Transcranial Magnetic Stimulation
TPJ	Temporo-Parietal Junction
VEOG	Vertical Electro-Oculogram

LISTA DE ABREVIATURAS

e.g. exempli gratia
i.e. id est

LISTA DE FIGURAS

Capítulo 2

Figura 2.1. Montaje experimental para la tarea de reconocimiento háptico	41
Figura 2.2. Vendaje empleado para privar de la visión a los participantes.....	42
Figura 2.3. Ejemplo del movimiento exploratorio de <i>enclosure</i> antes (A) y durante la exploración (B). ..	45
Figura 2.4. ACPt: Cargas de los factores tras la rotación Promax.....	51
Figura 2.5. Mean Global Field Power (A). Gráfico <i>Butterfly</i> (B). Resultados del <i>mass univariate</i>	53
Figura 2.6. Tiempos de exploración en función del número de presentaciones	57
Figura 2.7a. Grandes promedios para el componente CPT en el factor espacial posterior (PO8)	63
Figura 2.7b. Grandes promedios para el componente CPT en el factor espacial anterior (AF4).....	64
Figura 2.8a. Grandes promedios para el componente OL en el factor espacial centro-posterior (T8).	65
Figura 2.8b. Grandes promedios para el componente OL en el factor espacial anterior (FP2)	66
Figura 2.9a. Actividad inducida canónica (grupo de privados)	72
Figura 2.9b. Actividad inducida canónica (grupo control)	73
Figura 2.10. Actividad inducida individual en alfa bajo-1: Presentación x Grupo (250–500 ms).....	74
Figura 2.11. Actividad inducida individual en alfa alto: Presentación x ROI x Grupo (1250–1500 ms) ...	75
Figura 2.12. Análisis de localización de fuentes (sLORETA) para el factor Grupo (CPT).....	77
Figura 2.13. Análisis de localización de fuentes (sLORETA) para el factor Grupo (OL).....	77

Capítulo 3

Figura 3.1. Ejemplo de objeto simétrico (A) y asimétrico (B)	93
Figura 3.2. ACPt: Cargas de los factores tras la rotación Promax.....	99
Figura 3.3. Mean <i>Global Field Power</i> (A). Gráfico <i>Butterfly</i> (B). Resultados del <i>mass univariate</i>	100
Figura 3.4. Tiempos de exploración en función del número de presentaciones	103

Figura 3.5a. Grandes promedios para el componente P300 en el factor espacial posterior (PO8)	109
Figura 3.5b. Grandes promedios para el componente P300 en el factor espacial anterior (F5).....	110
Figura 3.6a. Grandes promedios para el componente P1330 en el factor espacial anterior (FP1).....	111
Figura 3.6b. Grandes promedios para el componente P1300 en el factor espacial antero-central (F8)....	112
Figura 3.7a Actividad inducida canónica (grupo de privados)	118
Figura 3.7b Actividad inducida canónica (grupo control).....	119
Figura 3.8. Actividad inducida individual en theta: Presentación (1000–1500 ms)	120
Figura 3.9. Actividad inducida individual en alfa bajo-1: Presentación x Grupo (500–750 ms).....	121

LISTA DE TABLAS

Capítulo 2

Tabla 2.1. Estructura de las secuencias de objetos	43
Tabla 2.2. Ensayos de conducta y de EEG sometidos a análisis.	45
Tabla 2.3. ANOVAs de los test de reconocimiento verbal y de recuerdo libre	58
Tabla 2.4. ANOVAs de los ERPs tras el análisis de componentes principales	62
Tabla 2.5. ANCOVAs para la frecuencia theta	70
Tabla 2.6. ANCOVAs para la frecuencia alfa bajo-1	70
Tabla 2.7. ANCOVAs para la frecuencia alfa bajo-2	70
Tabla 2.8. ANCOVAs para la frecuencia alfa alto	71
Tabla 2.9. ANCOVAs para la frecuencia beta bajo.....	71

Capítulo 3

Tabla 3.1. Ensayos de conducta y de EEG sometidos a análisis	97
Tabla 3.2. ANOVAs de los test de reconocimiento verbal y de recuerdo libre	104
Tabla 3.3. ANOVAs de los ERPs tras el análisis de componentes principales	108
Tabla 3.4. ANCOVAs para la frecuencia theta	116
Tabla 3.5. ANCOVAs para la frecuencia alfa bajo-1	116
Tabla 3.6. ANCOVAs para la frecuencia alfa bajo-2.	116
Tabla 3.7. ANCOVAs para la frecuencia alfa alto.	117
Tabla 3.8. ANCOVAs para la frecuencia beta bajo.....	117

CAPÍTULO 1

INTRODUCCIÓN: PLASTICIDAD CEREBRAL Y PRIVACIÓN VISUAL A CORTO PLAZO

1.1. Introducción

El concepto de plasticidad cerebral representa la capacidad adaptativa del sistema nervioso central (SNC) para modificar su propia estructura y funcionamiento (Bach-y-Rita, 1987; Duffau, 2006). Por ejemplo, en las primeras etapas de la vida se producen cambios a largo plazo como la eliminación de las sinapsis más débiles en favor de las más fuertes mediante el proceso denominado *synaptic pruning* (Santos, Noggle; 2011). De manera similar, este tipo de modificaciones acontecen durante procesos relacionados con el aprendizaje y la memorización de nueva información, como cuando durante el aprendizaje a largo plazo se instauran nuevas conexiones sinápticas entre neuronas (Malenka, Nicoll, 1999). Sin embargo, las capacidades plásticas del cerebro no se limitan a estas dos formas de plasticidad, ya que también pueden manifestarse en presencia de daño cerebral. Este tipo de plasticidad se basa en procesos de reparación y compensación neural, de manera que un área cortical puede asumir o participar en la realización de funciones que antes dependían del área afectada (Bach-y-Rita, 1987; Duffau, 2006). De modo parecido, tras la lesión de un área implicada en los procesos relacionados con una determinada modalidad sensorial, se produce una reorganización de las conexiones cerebrales entre las demás regiones con objeto de compensar la pérdida funcional derivada de dicha lesión (Lazzouni y Lepore, 2014). Un ejemplo de este tipo de reorganización es el que ocurre en el caso de las personas invidentes. En el cerebro de los ciegos, la plasticidad cerebral depende de la reorganización *intermodal* (Kupers y Ptito, 2014; Lazzouni y Lepore, 2014), como en la capacidad del córtex occipital de estas personas para procesar estímulos sensoriales no visuales (Kupers y Ptito, 2014). De hecho, estudios con animales indican que la pérdida de un sentido específico tiene como consecuencia que inputs procedentes de otras áreas primarias accedan al área sensorial afectada (Ricciardi y cols., 2014).

Por otro lado, existen fenómenos de reorganización cerebral que se producen dentro de un horizonte temporal más reducido. En este sentido, existen evidencias de efectos de plasticidad cerebral a corto plazo tanto a nivel conductual (Facchini y Aglioti, 2003; Lewald, 2007; Weisser y cols., 2005) como a nivel cerebral (Boroojerdi y cols., 2000; Merabet y cols., 2008; Pascual-Leone y Hamilton, 2001). En un trabajo pionero de Pascual-Leone y Hamilton (2001), los autores propusieron la existencia de un cerebro *metamodal* donde diferentes áreas son capaces de procesar información independientemente de la modalidad sensorial con la que haya sido percibida

originalmente (Pascual-Leone y Hamilton, 2001). Según esta propuesta, las cortezas sensoriales se clasificarían en función del tipo de información que procesan. Así por ejemplo, el córtex visual estaría implicado en el procesamiento espacial, mientras que la corteza auditiva participaría en el procesamiento de información temporal (Pascual-Leone y Hamilton, 2001 citado en Proulx y cols. 2014). No obstante, estas áreas podrían mostrar una predilección por procesar la información relacionada con una determinada modalidad sensorial, lo que implicaría el refuerzo selectivo de *inputs* sensoriales concretos. Como consecuencia, daría la impresión de que el cerebro es una estructura dividida en áreas, responsables del procesamiento de información procedente de una única modalidad sensorial (Pascual-Leone y Hamilton, 2001).

Los periodos de privación sensorial permitirían revelar que áreas cerebrales asociadas tradicionalmente con una modalidad sensorial concreta también pueden procesar información procedente de otras modalidades. Por ejemplo, después de un periodo de privación visual la corteza visual estriada mostraría su capacidad para procesar determinados aspectos relacionados con otros tipos de información sensorial disponible, como la táctil o la auditiva (Pascual-Leone y Hamilton, 2001). Con el fin de evaluar esta hipótesis, los autores privaron de la visión a un grupo de participantes durante un periodo de cinco días y compararon su respuesta cerebral con la de un grupo control de participantes no privados en una serie de tareas. En concreto, durante este periodo de tiempo, los participantes fueron entrenados en la realización de tareas de discriminación táctil y auditiva. Además se midió su actividad cerebral mediante resonancia magnética funcional (fMRI), antes, durante y después de los cinco días de privación, mientras se les presentaban estímulos táctiles y auditivos. La tarea auditiva consistía en escuchar una serie de tonos y comparar cada uno de ellos con el precedente. En la tarea táctil, los participantes tenían que decidir si una pareja de símbolos Braille que se les presentaban en la yema del dedo índice derecho eran similares o distintos. Una vez finalizados los cinco días de privación visual los participantes mostraban una activación del córtex occipital durante la estimulación táctil y auditiva. En el caso particular de la estimulación táctil, en el primer día no se verificó ninguna activación en el córtex occipital, mientras que se sí se activaba el córtex contralateral somatosensorial. En cambio, al quinto día, este patrón de activación se modificó de manera que aumentó la activación del córtex estriado y peri-estriado y disminuyó la del córtex somatosensorial. Estas modificaciones no se produjeron en el grupo control. Además,

tras 12–24 horas de re-exposición a la luz, la activación del córtex occipital en presencia de estímulos táctiles y auditivos desaparecía. En este trabajo, Pascual-Leone y Hamilton (2001) citan un experimento con estimulación magnética transcraneal repetida (rTMS) de Kauffmann y cols. (2000), donde estos autores mostraron que la estimulación del córtex occipital producía una interrupción en la habilidad de discriminación de símbolos de Braille en un grupo de participantes que habían sufrido privación visual durante 5 días. Además, de modo similar a lo ocurrido en el trabajo de Pascual-Leone y Hamilton (2001), estos efectos desaparecían después de 12 horas de re-exposición a la luz. Estos resultados llevaron a Pascual-Leone y Hamilton a concluir que la velocidad de los cambios generados no era compatible con la instauración de nuevas conexiones y que, por lo tanto, estas tenían que existir con anterioridad al periodo de privación.

Una serie de trabajos que han empleado aparatos de sustitución sensorial (que permiten tener experiencia de una modalidad sensorial a través de otra) han proporcionado evidencia adicional a favor de esta hipótesis (véase Kupers y Ptito, 2014 para una revisión). En uno de ellos (Kupers y cols., 2006), los autores usaron un modelo de sustitución sensorial tacto-visión (*tongue display unit* - TDU) en personas invidentes para averiguar si la estimulación con TMS del córtex occipital inducía sensaciones subjetivas en la lengua de los participantes. Con este propósito, la estimulación con TMS se aplicó antes y después de un entrenamiento con TDU consistente en realizar una prueba de discriminación táctil de dirección de movimientos mientras se aplicaba una matriz de electrodos de 3x3cm en la lengua de los participantes. Después de este entrenamiento, la TMS indujo sensaciones táctiles en la lengua en el grupo de ciegos, sensación que no aparecía antes del entrenamiento con TDU. La rapidez de estos efectos intermodales concuerda con la propuesta de Pascual-Leone y Hamilton respecto a la existencia de conexiones latentes entre áreas cerebrales implicadas en el procesamiento de información relacionada con distintas modalidades sensoriales (Kupers y Ptito, 2014).

Los estudios de Kauffman y cols., (2000) y de Pascual-Leone y Hamilton (2001), empleaban una privación visual de cinco días. Sin embargo, se ha encontrado que periodos de privación visual mucho más cortos se relacionan igualmente con efectos de plasticidad cerebral a corto plazo. Por ejemplo, Borojerdi y cols (2000), encontraron modificaciones en la excitabilidad del córtex occipital tras 45 minutos de privación de la visión. En este estudio, los autores recurrieron a la TMS para evocar la

percepción de *flashes* o puntos de luz en ausencia de visión, un fenómeno conocido como fosfeno. Con el fin de evaluar el impacto de la privación visual sobre la percepción de fosfenos, los autores midieron la intensidad mínima de estimulación necesaria para lograr inducirlos, así como el número de fosfenos generados por diferentes niveles de estimulación. Tras 45 minutos de privación, el umbral para la percepción de fosfenos disminuyó en comparación con los niveles previos a la privación y se mantuvo sin cambios a lo largo de todo el período de privación de 180 minutos. Una vez transcurridos 120 minutos desde la re-exposición a la luz, el umbral volvió a su valor inicial. Por otro lado, el número de fosfenos percibidos aumentó tras 180 minutos de privación cuando la estimulación con TMS estaba al 50–60% de su máxima intensidad. En un segundo experimento del mismo estudio, Boroojerdi y cols. (2000) estudiaron la influencia de la privación de la visión sobre la señal fMRI inducida por la estimulación fótica, un tipo de estimulación ocular basada en la presentación de *flashes* de luz. Los resultados indicaron que el córtex visual aumentaba su excitabilidad al estímulo luminoso tras 60 minutos de privación visual, y que este efecto persistía hasta 30 minutos después de la re-exposición a la luz.

De forma complementaria a estos efectos fisiológicos en percepción visual, también se han descrito cambios unimodales en percepción táctil. Por ejemplo, como consecuencia de la desaferenciación por anestesia cutánea de una mano durante un tiempo de 30 minutos, la mano contralateral mejoraba su capacidad de discriminar la orientación de patrones en una tarea de agudeza espacial táctil (Werhahn y cols., 2002).

Por otro lado, una serie de estudios ha evaluado si periodos breves de privación visual -similares a los utilizados en las investigaciones que han encontrado cambios unimodales a nivel fisiológico- provocaban cambios conductuales en otras modalidades (Facchini y Aglioti, 2003). A este respecto, se han hallado cambios tanto en tareas de percepción táctil (Facchini y Aglioti, 2003, Weisser y cols., 2005), como en tareas de percepción auditiva (Lewald, 2007). Facchini y Aglioti (2003) encontraron que un grupo de privados mostraba umbrales perceptivos más bajos que un grupo control de no privados en una tarea de agudeza espacial táctil conocida como *grating orientation task* (GOT), donde los participantes tienen que identificar la orientación de una superficie estriada, tras 90 minutos de privación de la visión. Este efecto desaparecía tras 120 minutos de re-exposición a la luz. También se han descrito resultados parecidos en tareas auditivas de localización de sonidos tras 90 minutos de privación visual. En este

caso, el efecto consistió en una reducción de la desviación sistemática hacia la posición del *target* (error constante) en el grupo de privados. Este efecto desapareció transcurridos 180 minutos después de la re-exposición a la luz (Lewald, 2007). En un estudio con fMRI, Weisser y cols. (2005) investigaron los efectos de dos horas de privación visual sobre la percepción táctil de formas de dos dimensiones (2D). Para ello utilizaron una prueba de discriminación táctil de las características micro-espaciales del estímulo (*detection of a gap in a bar*), donde los participantes tienen que detectar pequeñas discontinuidades en el centro de una barra, y otra de discriminación de formas de dos dimensiones (*global form discriminación*) en un grupo de sujetos privados y en un grupo de sujetos control no privados. Los resultados indicaron que el grupo de privados realizó ambas tareas con mayor precisión con respecto al rendimiento del grupo control. Durante la realización de dichas tareas, además, el grupo de privados mostró una reducción significativa de actividad en regiones bilaterales occipitales (VA3) y en regiones parietales derechas (surco ventral intraparietal), que no se verificaba en el grupo control. En líneas generales, estos resultados son similares a los descritos con personas invidentes en tareas perceptivas táctiles (Alary y cols., 2009; Goldreich, Kanics, 2003; Sathian y Stilla, 2010; Wong y cols., 2011a).

Por otro lado, varios estudios con invidentes han demostrado que la privación visual a largo plazo ejerce una modulación sobre determinados procesos relacionados con la memoria (Amedi y cols., 2003, D'Angiulli y Waraich, 2002; Roder et al., 2001). En un estudio de fMRI sobre memoria verbal, Amedi y cols. (2003) encontraron una activación occipital acompañada de un mejor rendimiento a nivel conductual durante la realización de tareas de memoria verbal, de generación de verbos y de lectura de símbolos Braille. En relación con la memoria táctil, D'angiulli y Waraich (2002) compararon el rendimiento de un grupo de niños completamente ciegos con el de un grupo de niños con baja visión y el de dos grupos de niños normovidentes (uno de ellos guiado por el experimentador durante la fase de exploración). Los niños realizaron una tarea de discriminación de formas (*raised-line picture identification*), que se completó con una tarea de reconocimiento. Los resultados mostraron que los niños ciegos realizaban mejor ambas tareas en comparación con los otros grupos. De acuerdo con los autores, los resultados en la tarea de discriminación de formas podían atribuirse a la mayor experiencia de los niños invidentes con la modalidad táctil, lo que les habría llevado a desarrollar una estrategia exploratoria más eficiente. Sin embargo, según

D'angiulli y Waraich, los resultados obtenidos en la prueba de reconocimiento serían consecuencia directa de cambios acontecidos en la plasticidad cerebral. Por ello, con el fin de aislar los efectos de la estrategia exploratoria de los dependientes de la plasticidad cerebral, todos los niños fueron examinados otra vez en la tarea de identificación de formas (re-test). El argumento subyacente era que si la ventaja inicial de los niños completamente ciegos dependía de la familiaridad, los otros grupos podrían alcanzar su rendimiento en esta tarea en esta nueva fase. Efectivamente, los resultados de esta segunda prueba mostraron una ausencia de diferencias en el rendimiento exhibido por los niños invidentes, los niños guiados por el experimentador y los niños con baja visión. Por el contrario, la repetición de la prueba no afectó a la tarea de reconocimiento, en la que los niños ciegos seguían actuando mejor que los niños de los otros grupos. Por lo tanto, las diferencias encontradas en la tarea de reconocimiento apoyarían la idea de la existencia de correlatos conductuales de la plasticidad *intermodal*.

En línea con estos estudios, particularmente interesantes son los resultados conductuales que se han hallado en estudios sobre la memoria háptica. Por ejemplo, en estudios de *priming*¹ intermodal entre tacto y visión, el efecto de facilitación parece ser modulado por representaciones estructurales que poseen carácter *amodal*. Esto sugiere la posibilidad de que se active una única representación abstracta del objeto durante este tipo de tareas (Easton y cols., 1997; Reales y Ballesteros, 1999). Además, la identificación de un sustrato fisiológico común al tacto y la visión en el córtex occipital ha sido ampliamente documentada en la literatura. Así por ejemplo, en estudios con tareas de reconocimiento de objetos (Amedi y cols., 2001; Amedi y cols., 2005) se ha identificado al complejo occipital lateral (LOC) como el área en la que se produce el solapamiento en el procesamiento de información visual y táctil. Además, se ha encontrado que el LOC también se activa durante la realización de tareas de memoria *intermodal* entre tacto y visión con objetos (James et al., 2002). Estos hallazgos han conducido a la reciente propuesta de un modelo de representación multisensorial visuo-háptico (Lacey y Sathian, 2014). Según esta propuesta, existirían dos redes de activación distintas que se encargarían de procesar aspectos relacionados con la

¹ Tipo de memoria no declarativa, de tipo semántico o perceptual, en el que el estímulo presentado previamente actúa como facilitador para la detección del estímulo siguiente, llevando así a una mejora en el rendimiento conductual (Schacter y cols., 1992).

familiaridad de los objetos y con el tipo de imaginería mental (basada en información espacial para objetos no familiares o en las características de la forma del objeto para los familiares). Ambas representaciones activarían el LOC después de ser procesadas por el surco anterior intraparietal (IPS), tanto para objetos familiares como para objetos no familiares. En el primer caso las derivaciones llegarían al LOC a través de procesos de tipo *top-down* controlados por el córtex prefrontal (representación basada en el objeto), mientras que en el segundo llegarían al LOC a través de conexiones desde el área S1 (representación basada en imaginería espacial).

La activación del LOC durante el procesamiento visuo-háptico del objeto, demuestra la naturaleza *metamodal/supramodal* de esta región, apoyando la hipótesis de que existen áreas capaces de procesar información independientemente de su modalidad sensorial de origen (Pascual-Leone y Hamilton, 2001). En la misma línea, estudios que han utilizado tareas no visuales de identificación de objetos con participantes normovidentes e invidentes congénitos, han encontrado que en ambos casos se activan las mismas áreas corticales ventro-temporales y extra-estriadas (Ricciardi y cols., 2014). Además, según Ricciardi y cols. (2014), el curso temporal del reconocimiento táctil de objetos en el córtex occipital extra-estriado se solapa con el del reconocimiento visual de objetos en esta misma área. En un estudio con ERPs, Lucan y cols. (2010) presentaron estímulos táctiles (formas geométricas bidimensionales) en una tarea que requería discriminar la forma o la duración del estímulo. Los autores encontraron que entre 140–160 ms (N1) la amplitud era mayor en la condición de discriminación de la forma que en la condición de discriminación de la duración del estímulo. El análisis de fuentes sugirió que la actividad responsable de este efecto procedía probablemente del área LOC (Lucan y cols., 2010). Resultados similares se han descrito durante el procesamiento visual de objetos (Lucan y cols., 2010).

Las técnicas de neuroimagen utilizadas en los estudios de privación visual (fMRI) permiten localizar las regiones cerebrales implicadas en estos procesos debido a su excelente resolución espacial. Sin embargo, estas técnicas proporcionan escasa información sobre los aspectos temporales relacionados con la evolución del fenómeno. Por el contrario, la señal electroencefalográfica (EEG) registrada en el cuero cabelludo cuenta con una excelente resolución temporal que permite estudiar en tiempo real los cambios manifestados por la respuesta neuronal durante el procesamiento cognitivo y sensorial (Pizzagalli, 2007; Fabiani, Gratton & Federmeier, 2007). En el presente

trabajo se investigan los potenciales evento-relacionados o *event-related potentials* (ERPs) y las oscilaciones cerebrales, dos medidas de actividad EEG generalmente consideradas complementarias (Klimesch y cols., 1998b). La secuencia de cambios de voltaje representada por los ERPs es entendida como una respuesta fásica, a eventos concretos en forma de fluctuaciones que reflejan el flujo de información durante el procesamiento cognitivo. Por su parte, las oscilaciones cerebrales se consideran respuestas más lentas relacionadas con el nivel general de activación cerebral (actividad tónica), si bien las oscilaciones evento-relacionadas o *event-related oscillations* (EROs) en frecuencias concretas del espectro EEG se han mostrado sensibles a procesos cognitivos determinados (e.g., Klimesch, 1999). Por tanto, el estudio de la privación visual a corto plazo mediante el empleo de registros electroencefalográficos posibilitaría ampliar nuestro conocimiento sobre la presencia de los efectos de compensación cerebral que ocurren en periodos breves de privación visual. Por otro lado, los estudios sobre los efectos de la privación visual a corto plazo en el tacto han demostrado efectos de plasticidad únicamente con tareas perceptivas. Sin embargo, el soporte empírico de este fenómeno aumentaría en el caso de encontrarse efectos de compensación cerebral también en tareas de memoria táctil.

Los objetivos de esta tesis doctoral consisten en estudiar los correlatos conductuales y neurales de la privación visual a corto plazo durante la realización de tareas de memoria háptica. Para ello se recurrirá a dos tareas que han permitido encontrar efectos similares a los obtenidos tradicionalmente en las modalidades auditiva y visual, tanto en tareas de reconocimiento utilizando un paradigma antiguo/nuevo² (Sebastián, Reales y Ballesteros, 2011), como en tareas de *priming* de repetición³ con una prueba de detección de simetrías (Sebastián y Ballesteros, 2012).

En conclusión, los resultados de esta tesis doctoral permitirían describir el desarrollo temporal de los correlatos neurales asociados a este tipo de plasticidad neuronal durante la realización de tareas de memoria háptica, ofreciéndonos la

² El paradigma Old/new se utiliza para evaluar la memoria de reconocimiento y su efecto en potenciales se caracteriza por una mayor positividad en los ERPs asociados a un estímulo correctamente clasificado como repetido, respecto a un estímulo correctamente clasificado como nuevo (Sanquist y cols., 1980; Warren y cols., 1980, véase Rugg y Curran, 2007 para una revisión)

³ Corresponde a la memoria incidental anteriormente descrita y su efecto en potenciales se caracteriza por una mayor positividad en los ERPs asociados a un estímulo repetido, respecto a un estímulo nuevo (Rugg y cols., 1998a)

posibilidad de mejorar nuestra comprensión de los procesos cognitivos que subyacen a su ejecución en situaciones de compensación sensorial.

CAPÍTULO 2

EFFECTOS DE LA PRIVACIÓN VISUAL A CORTO PLAZO SOBRE LOS CORRELATOS NEURALES Y CONDUCTUALES DE LA MEMORIA HÁPTICA DE RECONOCIMIENTO

2.1. Introducción

Los estados de privación sensorial se relacionan con la activación de mecanismos de plasticidad cerebral que subyacen a fenómenos de compensación neuronal y el desarrollo de conductas adaptativas (Lazzouni y Lepore, 2014; Merabet y Pascual-Leone, 2010). De acuerdo con la hipótesis *metamodal* (Pascual-Leone y Hamilton, 2001), diferentes áreas cerebrales serían capaces de procesar información independientemente de la modalidad sensorial mediante la que dicha información fue percibida. Esta hipótesis postula la existencia de conexiones entre áreas sensoriales primarias que normalmente permanecen en estado latente pero que pueden activarse después de un periodo de privación sensorial (Lazzouni y Lepore, 2014; Pascual-Leone y Hamilton, 2001). Así, se ha demostrado que el córtex occipital participa en el procesamiento de inputs táctiles y auditivos tras cinco días de privación visual (Merabet y cols., 2008; Pascual-Leone y Hamilton, 2001). Estos efectos de plasticidad cerebral a corto plazo también se han observado con periodos más breves de privación. Por ejemplo, dos horas de privación son suficientes para inducir cambios neurales durante el procesamiento táctil de formas bidimensionales (Weisser y cols., 2005). De hecho, se han registrado aumentos en la excitabilidad del córtex occipital después de tan sólo 45–60 minutos de privación (Boroojerdi y cols., 2000; Fierro y cols., 2005).

Aunque objeto de controversia (ver Wong y cols., 2011b; Crabtree y Norman, 2014), los efectos de la privación visual a corto plazo también se han observado a nivel conductual en tareas de percepción táctil (Facchini y Aglioti, 2003, Weisser y cols., 2005) y auditiva (Lewald, 2007). Utilizando una tarea de sensibilidad táctil (*Grating Orientation Task*), Facchini y Aglioti (2003) encontraron que su grupo de privados visuales mostraba una mejora de la agudeza espacial tras 90 minutos de privación visual. Dicha mejora desaparecía 120 minutos después de que se les expusiera de nuevo a la luz. En otro estudio, Weisser y cols. (2005) observaron una mayor precisión en la percepción táctil de formas bidimensionales utilizando dos tareas distintas (*global form discrimination*, *detection of a gap in a bar*) tras un periodo de privación visual de dos horas. En general, estos resultados son similares a los encontrados cuando participantes ciegos realizan tareas perceptivas táctiles (Alary y cols., 2009; Goldreich, Kanics, 2003; Sathian y Stilla, 2010; Wong y cols., 2011a), lo que sugiere cierta similitud funcional entre los efectos de la privación visual a corto y largo plazo.

Por otra parte, se ha sugerido que la plasticidad *intermodal* podría modular la memoria táctil (D'angiulli y Waraich, 2002). Por ejemplo, D'angiulli y Waraich (2002) encontraron que los niños ciegos mostraban un mayor rendimiento en tareas de reconocimiento de formas comparados con los de otros grupos. Otros estudios han mostrado que los ciegos retienen más información háptica que los normovidentes cuando aumenta la carga de memoria (Davidson, Barnes, Mullen, 1974). Sin embargo, ningún estudio ha investigado directamente los efectos de la privación visual a corto plazo en tareas de memoria en humanos.

Uno de los sistemas de memoria que se han estudiado en la modalidad háptica es la memoria de reconocimiento (Craddock y Lawson., 2008; Ballesteros, Reales y Manga, 1999; Sebastián, Reales y Ballesteros 2011). En tareas de tipo antiguo/nuevo, la presentación de estímulos antiguos implica una disminución de los tiempos de reacción que se asocia con su reconocimiento explícito. Al igual que en las modalidades visual (Curran y Cleary, 2003; Curran y Dien, 2003) y auditiva (Curran y Dien, 2003), los correlatos neurales de la memoria de reconocimiento también se han estudiado en la modalidad háptica mediante el empleo de registros electroencefalográficos (Sebastián, Reales y Ballesteros, 2011). Al utilizar el paradigma antiguo/nuevo, los potenciales relacionados con los estímulos correctamente clasificados como antiguos se asocian a una mayor positividad del voltaje respecto a los correctamente clasificados como nuevos (Sanquist y cols., 1980; Warren y cols., 1980; véase Rugg y Curran, 2007 para una revisión). Además, esta tarea permite identificar dos componentes cualitativamente distintos que presentan una latencia y una distribución topográfica específica y que se asocian a diferentes aspectos de la memoria según la teoría del doble proceso (ver Rugg y Curran, 2007 para una revisión). Un primer componente aparece entre 300–500 ms con una distribución fronto-medial y se relaciona con procesos de familiaridad (Rugg y cols., 1998a; Curran, 2000; Paller, 2007). El segundo se observa entre 400 y 800 ms en regiones parietales (Rugg y cols. 1998b; Curran, 2000) y se relaciona con aspectos más profundos de la recuperación en memoria que incluirían el procesamiento del contexto en el que se estudió el estímulo. Este último se conoce como “componente positivo tardío” (Johnson, 1995; Rugg, 1995) y refleja el denominado efecto antiguo/nuevo parietal (*parietal old/new effect*). Por tanto, se ha propuesto que únicamente el último de estos componentes implica la recuperación consciente de la información memorizada (Rugg y Curran, 2007). En la modalidad háptica, el efecto antiguo/nuevo se ha

observado entre 550 y 750 ms y, aunque se distribuía ampliamente por todo el cuero cabelludo, presentaba su máxima variación en regiones parietales (Sebastián, Reales y Ballesteros, 2011).

Por otra parte, los estudios de neuroimagen en los que se ha estudiado el efecto de memoria antiguo/nuevo sugieren que la actividad asociada con los estímulos repetidos implica una mayor activación en regiones frontales, temporales y/o parietales (Rugg y Henson, 2002 y Vilberg y Rugg, 2008, para una revisión).

Paralelamente, las oscilaciones evento-relacionadas (EROs) registradas en frecuencias concretas del espectro EEG también se han relacionado con procesos de memoria (e.g., Klimesch, 1999). En este contexto se habla de desincronización y de sincronización de una banda determinada para describir, respectivamente, una atenuación o un incremento en su actividad como consecuencia de la exposición a un evento (Pfurtscheller y Lopes da Silva, 1999). En términos generales, desincronización y sincronización corresponden respectivamente a la activación e inactivación de una determinada población neuronal, si bien esta relación depende de la frecuencia objeto de análisis y de la localización en la que se produce dicha actividad (Lopes da Silva, 2006). Así, la actividad de la banda theta se ha asociado con la memoria de trabajo (Grunwald, 2001), mientras que alfa alto (Klimesch, 1999) y beta (Hanslmayr y cols., 2009a) han sido relacionadas con la memoria semántica. En concreto, una mayor desincronización de alfa y beta parece indicar tanto una mejor codificación -en tareas subsecuentes de memoria-como una mejor recuperación -en tareas de tipo antiguo/nuevo- (véase Hanslmayr y cols., 2012 para una revisión).

La mayoría de los estudios interesados en investigar cambios en el espectro EEG han empleado material de tipo visual (palabras e imágenes), por lo que existen muy pocos datos sobre la memoria háptica en la literatura. En lo que a la memoria de reconocimiento se refiere, se han encontrado modulaciones en las bandas theta, alfa y beta durante la realización de una tarea de tipo antiguo/nuevo (Sebastián y cols., 2011). Utilizando un paradigma de presentación continua, los autores de este estudio encontraron que la banda theta se asociaba con un aumento en la potencia de la frecuencia en la ventana de tiempo de 550–750 ms para los estímulos repetidos en comparación con la presentación del estímulo nuevo. Sin embargo, este efecto se interpretó como un reflejo del efecto ERP antiguo/nuevo. Por otro lado, también

describieron una mayor desincronización de la banda alfa para los estímulos antiguos entre 400–600 ms.

Por tanto, los periodos de privación visual parecen relacionarse con cambios neurales y comportamentales que podrían afectar significativamente al rendimiento en tareas de memoria. El objetivo del presente estudio es investigar los correlatos neurales de la privación visual a corto plazo en una tarea de memoria háptica de reconocimiento para objetos familiares. Considerando los resultados conductuales mencionados anteriormente (Facchini y Aglioti, 2003, Weisser y cols., 2005), hipotetizamos que se observará un mejor rendimiento en el grupo de privados comparado con un grupo control. Respecto a las medidas EEG y atendiendo a los resultados encontrados previamente con una tarea similar (Sebastián y cols., 2011), esperamos observar un efecto de memoria antiguo/nuevo parietal cuyas diferencias de voltaje deberían ser mayores en el grupo de privados (como consecuencia de un mayor efecto de memoria). En cuanto a las oscilaciones evento relacionadas, cabría esperar tanto una sincronización de la banda theta como una desincronización de las bandas alfa alto y beta bajo en relación al efecto de memoria (Sebastián y cols., 2012). De confirmarse su mejor rendimiento en la tarea, el grupo de privados debería de presentar una mayor sincronización de theta y una mayor desincronización de alfa alto y beta. Por último se espera encontrar una mayor activación para los estímulos repetidos frente a los nuevos en las áreas mencionadas anteriormente (Rugg y Henson, 2002 y Vilberg y Rugg, 2008, para una revisión). Estas diferencias de activación deberían ser mayores en el grupo de privados como consecuencia de una recuperación más exitosa.

2.2 Método

2.2.1 Participantes

En el presente estudio se reclutaron treinta y ocho voluntarios diestros ($M = 21.9$; $DT = 2.9$; rango = 20–32) sin historial de trastornos médicos o psiquiátricos previos (uno fue excluido porque padecía la Enfermedad de Stargard), que se repartieron aleatoriamente entre un grupo experimental (privados de visión) y un grupo control (no privados de visión). El grupo de privados estaba compuesto por 11 mujeres y 8 hombres cuyo promedio de edad era de 22 años ($DT = 2.8$; rango = 20–29). El grupo control se componía de 12 mujeres y 7 hombres, con una edad media de 21,9 años ($DT = 3.2$; rango = 20–32).

Todos los participantes firmaron un consentimiento informado antes de empezar el experimento, que se realizó de acuerdo a las recomendaciones recogidas en la Declaración de Helsinki (2013).

2.2.2 Material

En la tarea se emplearon 96 objetos familiares seleccionados previamente según sus valores de familiaridad obtenidos en un estudio piloto previo desarrollado en nuestro laboratorio (Sebastián y cols., en preparación). De ellos, 72 se utilizaron como estímulos y 24 como objetos de relleno para aleatorizar las secuencias de presentación (*fillers*). Además, se utilizaron diez objetos adicionales para realizar los ensayos de práctica. Todos los objetos pertenecían a categorías de nivel básico como herramientas, utensilios domésticos, objetos de higiene personal, etc. Su forma y tamaño permitía que los participantes realizasen el movimiento exploratorio de *enclosure* (Lederman, Klatzky, 1987). No producían ningún sonido especial u olor específico que permitiera su reconocimiento (ver apéndice documental).

La plataforma en la que se realizó la tarea incluía una pantalla conectada al ordenador de presentación y dos altavoces situados detrás de ella. Un sensor de presión conectado a los ordenadores de presentación y registro se situó en el centro de la plataforma, entre la pantalla y el sujeto. El sensor de presión enviaba *triggers* al ordenador de registro cuando los participantes tocaban el objeto, registrando el comienzo de la fase exploración. Las respuestas se recogían a través de dos pedales colocados bajo la plataforma, que a su vez estaban conectados con los ordenadores de presentación y registro (véase Figura 2.1). Los pedales se contrabalancearon entre sujetos y grupos.



Figura 2.1. Ilustración del montaje experimental durante la tarea de reconocimiento háptico

2.2.3 Procedimiento de privación visual

Antes de entrar en la sala de registro, los participantes fueron trasladados a una sala pre-test en la que se les colocaba el gorro de electrodos para facilitar el posterior vendaje de los ojos. Para prevenir cualquier tipo de exposición a la luz, dicho vendaje se realizaba mediante un antifaz sobre el que se colocaban unas gafas de natación cubiertas con cinta negra aislante para hacerlas opacas. Finalmente, el vendaje se sujetaba a la cara del participante utilizando esparadrapo para ocluir cualquier posible ranura que pudiese haber quedado entre la cara y las gafas (véase Figura 2.2). De acuerdo con el método empleado anteriormente por otros investigadores (Kauffman y cols., 2002; Merabet y cols., 2008; Crabbtree, Norman, 2014), el vendaje permitía parpadear y realizar movimientos oculares con normalidad. Para confirmar que el participante no percibía ningún tipo de luminosidad, antes de empezar el experimento se le exponía a una luz de 12V–50W dirigida hacia su cara mediante un flexo. La luz de la habitación permanecía apagada para crear un mayor contraste de luminosidad, y el participante debía indicar cualquier cambio percibido en la misma. El experimento no comenzaba hasta que el participante indicara que se encontraba en una situación de absoluta oscuridad. La duración total de esta prueba era de 1 a 2 min aproximadamente.

Ambos grupos de participantes permanecían un periodo de 80 min en la habitación de pre-test conversando con el experimentador y respondiendo a un cuestionario sobre música que no guardaba relación con la tarea de memoria. Este procedimiento se utilizó con el fin de mantener su estado de vigilia durante esta fase (siguiendo el procedimiento usado por Weisser y cols., 2005). El grupo experimental

realizó esta tarea en situación de privación visual, mientras que el grupo control lo hizo en condiciones normales de visión y luminosidad. El experimentador leía en voz alta las preguntas del cuestionario y los participantes respondían verbalmente. Tras esta fase, los participantes eran conducidos a la cabina de registro y tomaban asiento. Para el grupo experimental, los 40 min adicionales necesarios para alcanzar las 2 horas de privación se completaban durante el proceso de preparación previo al registro EEG. Una vez terminado este proceso y transcurridas las dos horas de privación, el grupo experimental empezaba la tarea de memoria. Por su parte, al grupo control se le aplicaba el vendaje inmediatamente antes de comenzar la tarea, de modo que ambos grupos realizaban la tarea de memoria en condición de privación visual.



Figura 2.2. Vendaje empleado para privar de la visión a los participantes

2.2.4 Procedimiento

La tarea consistía en realizar una prueba de reconocimiento de tipo antiguo/nuevo implementada mediante un paradigma de presentación continua.

Los objetos se dividían aleatoriamente en dos bloques de 36 estímulos, cada uno de los cuales se presentaba dos veces: una como objeto nuevo (primera presentación) y otra como antiguo (segunda presentación). Además, en cada bloque se utilizaron 12 *fillers* que se presentaban en una única ocasión y no se incluían en los análisis. El diseño incluía por tanto, dos condiciones experimentales: presentación inicial (objeto nuevo) y presentación repetida (objeto antiguo).

Los objetos se presentaron en una secuencia pseudoaleatoria en la que los objetos antiguos se presentaban inmediatamente después de su presentación como

objeto nuevo (LAG 0), después la presentación de otro objeto interviniente (LAG 1) o tras la presentación sucesiva de cuatro objetos intervinientes (LAG 4). A diferencia del procedimiento utilizado por Sebastián, Reales y Ballesteros (2011), el orden de presentación se basaba en cuatro secuencias fijas de 7 objetos (tres objetos nuevos, tres antiguos y un *filler*), cada una de las cuales incluía una presentación LAG 0, una presentación LAG 1 y una presentación LAG 4 (ver Tabla 2.1). Cada bloque estaba compuesto por la presentación aleatoria de las cuatro secuencias en tres ocasiones cada una, lo que conformaba un total de 12 secuencias.

Tabla 2.1. Estructura de las secuencias de objetos

SECUENCIA	ORDEN DE PRESENTACIÓN						
	1	2	3	4	5	6	7
A	N1L1	N2L4	O1L1	N3L0	O3L0	FILLER	O2L4
B	N1L4	FILLER	N2L0	O2L0	N3L1	O1L4	O3L1
C	N1L1	N2L4	O1L1	FILLER	N3L0	O3L0	O2L4
D	N1L4	N2L0	O2L0	FILLER	N3L1	O1L4	O3L1

Secuencias (A B C D) y Orden de Presentación (1 2 3 4 5 6 7) para la presentación de los objetos. N = nuevo; O = antiguo; L = LAG (e.g.: N1L4 = objeto nuevo número 1, lag 4, O1L4 = objeto antiguo número 1, lag 4).

El uso de secuencias fijas permite controlar a priori la distribución de los diferentes tipos de objetos, evitando los efectos de expectativa que podrían surgir al emplear un sistema de aleatorización simple, puesto que los primeros objetos presentados en cada secuencia tenderían a ser “nuevos”.

Antes de comenzar cada ensayo, el experimentador colocaba un objeto sobre el sensor de presión. Por su parte, el participante abría las manos y las colocaba junto al sensor, preparadas para realizar el movimiento exploratorio de *enclosure* (ver figura 2.3a). El ensayo empezaba con una señal acústica de un segundo de duración que indicaba a los participantes cuándo debían comenzar a explorar el objeto. A continuación, los participantes exploraban el objeto con ambas manos (figura 2.3b) y decidían si se trataba de un objeto nuevo o de uno ya presentado anteriormente (antiguo). Los participantes respondían presionando un pedal para los objetos nuevos y otro para los repetidos. Aunque las instrucciones indicaban explícitamente que debían

contestar lo antes posible (siempre tratando de acertar), no había un tiempo límite para la exploración de los objetos. Tras pisar el pedal correspondiente, el participante situaba de nuevo sus manos en la posición de exploración inicial y el experimentador colocaba un nuevo objeto sobre el sensor de presión. El experimento constaba de un total de 168 ensayos.

La tarea se programó con el software de presentación de estímulos E-Prime (Psychology Software Tools, Pittsburg, USA). Antes de empezar el experimento, los participantes realizaban diez ensayos de práctica para familiarizarse con el procedimiento. Además, se programó un descanso de cinco minutos entre los dos bloques de ensayos. Los objetos se presentaban siempre en la misma orientación y no se permitía a los participantes que los girasen o levantasen del sensor.

Tras completar la tarea, a los participantes se les quitaba el vendaje que les privaba de la visión y entonces disponían de cinco minutos para realizar una tarea de recuerdo libre que consistía en anotar en una hoja de papel todos los objetos que recordaban haber tocado, exceptuando los presentados durante los ensayos de práctica.

Posteriormente, ambos grupos realizaban una tarea de reconocimiento para estimar cuántos objetos presentados en la tarea de memoria háptica habían sido reconocidos realmente. El experimentador presentaba una lista de 192 nombres de objetos familiares, incluyendo los 96 presentados durante la tarea experimental, y los participantes debían señalar los objetos que habían tocado. Esta prueba de reconocimiento no tenía un límite de tiempo.

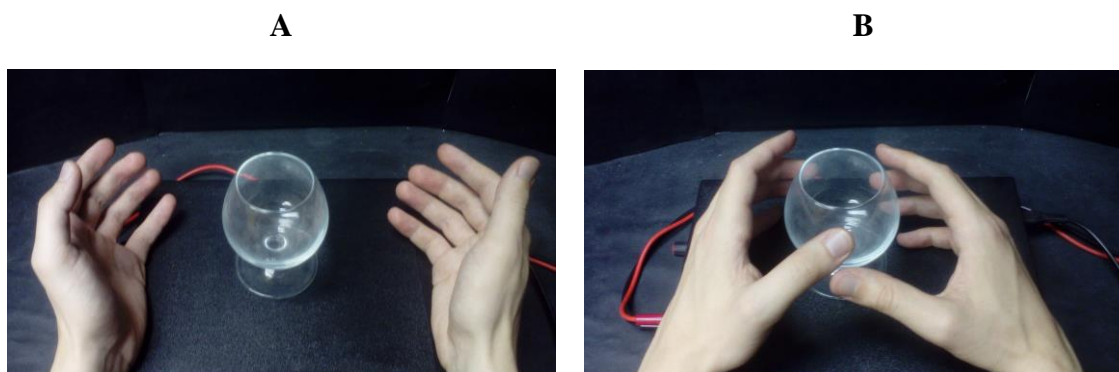


Figura 2.3. Movimiento exploratorio de *enclosure* antes (A) y durante la exploración (B).

2.2.4 Registro de EEG

La actividad electroencefalográfica se registró utilizando un gorro ajustable de 64 canales (Quick-Cap, Neuroscan, Inc., USA), con electrodos de plata-cloruro de plata Ag/ClAg de tamaño pequeño (50–53 cm) distribuidos en un montaje monopolar de acuerdo con el sistema internacional 10–20 (American EEG Society, 1991). Los 62 electrodos activos fueron: O2, O1, OZ, PZ, P4, CP4, P8, C4, TP8, T8, P7, P3, CP3, CPZ, CZ, FC4, FT8, TP7, C3, FCZ, FZ, F4, F8, T7, FT7, FC3, F3, FP2, F7, FP1, PO5, PO3, P1, POZ, P2, PO4, CP2, P6, PO6, CP6, C6, PO8, PO7, P5, CP5, CP1, C1, C2, FC2, FC6, C5, FC1, F2, F6, FC5, F1, AF4, AF8, F5, AF7, AF3, FPZ. Los electrodos de referencia se colocaron en los mastoides y se promediaron *online*. El electrodo de tierra (*ground*) estaba situado entre FPZ y FZ. La actividad electrooculográfica se registró mediante electrodos bipolares verticales (VEOG) y horizontales (HEOL) colocados a nivel supra-infraorbital y lateralmente con respecto a la comisura de los ojos.

Los datos fueron registrados continuamente con un amplificador de la señal SynAmps (Neuroscan, Inc.) y filtrados mediante un filtro paso banda *online* a 0.1–100 Hz. La señal fue digitalizada con una tasa de muestreo de 1000 Hz. La impedancia se mantuvo por debajo de 15 k Ω . Antes de empezar el registro se pedía a los participantes que evitasen realizar movimientos musculares bruscos, cambios de postura o movimientos laterales de los ojos.

2.3 Análisis de datos

Todos los datos se analizaron con el programa estadístico IBM SPSS versión 20 (International Business Machines Corp., Armonk, New York, USA). En todos los análisis se aplicó la corrección de épsilon (ϵ) de Greenhouse-Geisser (1959) para los grados de libertad de las medidas intra-sujetos, cuando resultaba pertinente. Los contrastes *post hoc* se realizaron utilizando comparaciones por pares corregidas con el procedimiento de ajuste de Bonferroni estableciendo un nivel de significación de $\alpha = 0.05$. De acuerdo con la indicaciones de Picton y cols. (2000), se reportan los grados de libertad no corregidos, los valores de épsilon y los valores corregidos de p .

2.3.1 Datos Conductuales

Para analizar los tiempos de reacción y los errores se utilizó un diseño factorial mixto con un factor intra-sujetos de dos niveles (PRESENTACIÓN: primera, segunda) y otro entre-sujetos también de dos niveles (GRUPO: privados, controles). Los datos de las pruebas de recuerdo libre y reconocimiento verbal se analizaron con un diseño factorial simple con la variable Grupo de dos niveles (privados, controles) como único factor.

2.3.1.1 Tiempos de Exploración

Los tiempos de exploración (promedio de los tiempos de reacción de los ensayos correctos en cada participante), se analizaron con un análisis de varianza (ANOVA) de medidas repetidas. Los tiempos de reacción inferiores a 150 ms ($n = 17$) se excluyeron del análisis. Además, las puntuaciones fuera del rango de 3 desviaciones inter-cuartil se consideraron valores extremos ($n = 36$) y tampoco se incluyeron en el análisis, resultando un total de 4978 ensayos válidos. La Tabla 2.3 muestra el número de ensayos por condición incluidos en los análisis.

2.3.1.2 Precisión

Tras excluir los ensayos inválidos debidos a errores técnicos y tiempos de reacción inferiores a 150 ms, el porcentaje de errores por grupo y condición se sometió a un análisis de varianza (ANOVA) de medidas repetidas.

2.3.1.3 Tareas verbales de Recuerdo y Reconocimiento

El porcentaje de objetos recordados en la prueba de recuerdo libre y reconocidos en la prueba de reconocimiento se sometió a un ANOVA univariado.

2.3.2 Datos EEG

Los datos se procesaron con la aplicación EEGLAB versión 12.01 (Delorme and Makeig, 2004) implementada en el entorno MATLAB (Mathworks, Inc.). En primer lugar, se eliminaron los ensayos inválidos (errores de respuesta, *outliers* y fallos en el envío de *triggers*) del continuo de datos. La tasa de muestreo se redujo a 500 Hz y a continuación se realizó una inspección visual del continuo para eliminar periodos de actividad contaminados por artefactos. No obstante, no se eliminaron partes del continuo que coincidieran con la presentación de los estímulos. Posteriormente se aplicó un filtro digital FIR (0.1–30 Hz; 12 dB/oct. *Roll-off*). Los canales saturados o que presentaban ruido de alta frecuencia (<10%) se interpolaron ($M = .26$; $DT = .64$) según el método Spline, fijando como límite un 10% del conjunto de canales. El promedio de canales interpolados fue de .32 ($DT = .67$) para el grupo de privados y de .22 ($DT = .63$) para el grupo control. Finalmente los datos se sometieron a un análisis de componentes independientes (Makeig, Jung, Bell, Ghahremani, & Sejnowski, 1997) para eliminar el ruido de alta frecuencia y la actividad asociada a parpadeos, movimientos musculares y a actividad cardíaca (Jung y cols.; 2000a). El análisis de componentes independientes (ICA) es un método computacional que permite separar la señal lineal en componentes estadísticamente diferentes. La correlación entre los puntos temporales que se realiza con ICA permite separar la actividad en múltiples subcomponentes, con el único requisito de asumir independencia mutua entre las señales (Bugli, Lambert, 2007). Antes de eliminar los componentes independientes (CIs), el continuo de datos se segmentó en épocas de -1000 a 2000 ms con la aplicación ERPLAB (Lopez-Calderon y Luck, 2014). Las épocas se ajustaron a la línea base (-1000 a 0 ms). Los componentes que presentaban artefactos fueron eliminados tras la inspección visual de los mapas de distribución de amplitudes (*scalp maps*), de la potencia del espectro (*power spectra*), de la imagen ERP (*ERP-image plot*) y del gráfico de componentes (*components scroll*) (Jung y cols., 2000a; 2000b). Tras este procedimiento el porcentaje de componentes que se preservó fue de 69.8 % ($M = 43.3$; $DT = 8.4$) en el grupo de privados y de 69.3 % ($M = 43$; $DT = 8.7$) en el grupo de controles.

El análisis concluyó con una última inspección visual para eliminar aquellas épocas que aún permaneciesen contaminadas por artefactos. Una vez concluido el proceso de eliminación de artefactos, se mantuvo un promedio de 62.3 (rango = 51–69) ensayos nuevos y 61.3 (rango = 42–71) ensayos antiguos en el grupo de controles y de 58.8 (rango = 46–68) ensayos nuevos y 57.8 (rango = 44–68) ensayos antiguos en el grupo de privados. La Tabla 2.2 muestra el número de ensayos por condición preservados tras la corrección y eliminación de artefactos.

Tabla 2.2.

	Privados				Controles			
	Antiguo		Nuevo		Antiguo		Nuevo	
	<i>M(SD)</i>	rango	<i>M(DT)</i>	rango	<i>M(SD)</i>	rango	<i>M(DT)</i>	rango
E.C.	64.5 (4.7)	(55–72)	65.1 (4.6)	53–72	65.6 (4.6)	56–71	66.7 (3.1)	57–70
E.EEG	57.8 (6.7)	(44–68)	58.8 (6.2)	46–68	61.3 (7)	42–71	62.3 (4.8)	51–69

E.C.= ensayos de conducta, E.EEG= ensayos de EEG. Se muestran media (desviación típica) y rango de ensayos. Los ensayos iniciales eran 72.

2.3.2.1 Análisis de los ERPs

Los ERPs se analizaron a partir de un diseño factorial mixto con un factor intra-sujetos de dos niveles (PRESENTACIÓN: primera, segunda) y otro entre-sujetos de dos niveles (GRUPO: privados, controles).

Con objeto de identificar los componentes relacionados con la tarea de memoria, se realizó un Análisis de Componentes Principales (ACP). El ACP ha demostrado ser un método fiable que permite aislar los componentes que forman un ERP (Chapman y McCrary, 1995; Dien y Frishkoff, 2005). El supuesto teórico que subyace al ACP se basa en el hecho de que los valores de los puntos temporales que forman un componente tienden a variar al unísono, mientras que los puntos que forman parte del ruido, al comportarse de forma aleatoria, presentan una baja covarianza. A cada grupo de estos puntos temporales se le atribuye un peso que representa la cantidad de varianza explicada a lo largo del ERP. Las puntuaciones que se obtienen a partir de este procedimiento se denominan puntuaciones de factor, puesto que dependen de la multiplicación de la carga de cada punto de un factor específico por el voltaje de cada punto temporal del ERP.

En primer lugar, se realizó una ACP temporal (ACPt). Para extraer los componentes principales, la matriz completa (sujetos x canales x condiciones) se somete a un análisis factorial. Se utilizó el sistema de rotación Promax (Dien, 2010) y los factores se rotaron con un máximo de 100 iteraciones por convergencia. La matriz de covarianza estaba compuesta por 4712 filas [19 sujetos x 4 condiciones (2 para el grupo experimental, 2 del grupo control) x 62 electrodos] y 1500 puntos temporales, incluyendo por tanto un total de 7068000 valores (4712 x 1500).

La decisión sobre el número de componentes a analizar se tomó tras la inspección visual del gráfico de sedimentación (*scree plot*), véase Carretié, 2001. A partir de este procedimiento se extrajeron cinco factores temporales. Sin embargo, uno de ellos se distribuía principalmente al comienzo de la línea base, mientras que otro no presentaba un pico de covarianza evidente a lo largo de la época, por lo que ambos fueron excluidos del análisis. Las características de latencia y polaridad de los tres factores restantes permitió relacionarlos respectivamente con el potencial de preparación motor (PPM) con un pico máximo a -30 ms (ventana de -200–800 ms), con el componente positivo tardío (CPT) con pico máximo a 450 ms (ventana de 50–1200

ms) y con un potencial de onda lenta (OL) con pico máximo a 1500 ms (ventana de 250–2000 ms). La figura 2.4 muestra el grafico de cargas con los factores temporales extraídos.

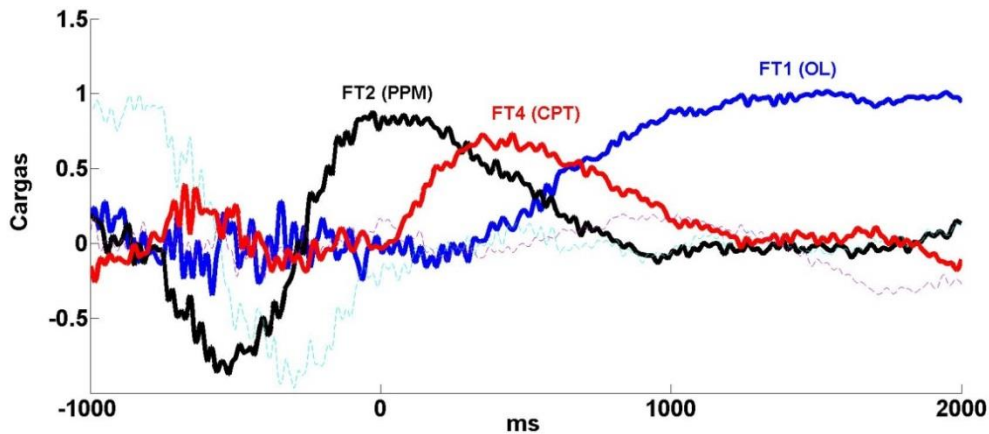


Figura 2.4. ACPT: Cargas de los factores tras la rotación Promax. PPM, potencial de preparación motora; CPT, componente positivo tardío; OL, onda lenta.

Posteriormente, se procedió a calcular el ACP espacial (ACPe). De forma similar a lo que ocurre a nivel temporal, los datos tienden a covariar también a nivel de regiones espaciales. Así, en un determinado momento temporal pueden producirse simultáneamente varios procesos neurales, cada uno de ellos localizado en diferentes regiones del cuero cabelludo. El ACPe permite explorar el posible solapamiento temporal de señales con distintas características topográficas. Para ello, es necesario atribuir una puntuación de factor a cada electrodo, según la distribución de sus amplitudes a lo largo del factor temporal. Lo que se obtiene de este modo, es una señal idealmente específica para un proceso en concreto. Para la extracción de los factores espaciales se sigue el mismo procedimiento empleado para determinar los factores temporales, con la diferencia de que en este caso se utilizan los valores espaciales de cada factor temporal analizado. En nuestro caso, para la selección de los factores espaciales se utilizó un criterio de inclusión basado en el porcentaje de varianza explicada, que se fijó en el 1% (véase Carretié, 2001). Este método permitió identificar la existencia de tres factores espaciales para el PPM, asociados a una región anterior, central y posterior, respectivamente; tres factores espaciales para el CPT, relacionados

con una región anterior, central y posterior, respectivamente; y tres factores espaciales para el OL asociados a una región anterior, central y centro-posterior respectivamente.

Finalmente, se analizó el *Global Field Power* (MGFP, Lehmann y Skrandies, 1980) colapsando todas las condiciones experimentales para ambos grupos (Figura 2.5). El *Global Field Power* consiste en la desviación típica de los potenciales en todos los electrodos registrados en cada punto temporal. Su valor máximo permite determinar las latencias de los ERPs (Skrandies, 1990). Este análisis indicó que la amplitud máxima aparecía entre 230 y 290 ms, extendiéndose hasta 800 ms. Por tanto, se seleccionaron 6 ventanas consecutivas de 100 ms cada una (200–300, 300–400, 400–500, 600–700, 700–800 ms) donde los ERPs del factor principal Presentación (diferencia de voltaje entre objetos antiguos y nuevos) se analizaron con el análisis *mass univariate* (Groppe y cols., 2011). Una diferencia fue considerada significativa cuando la significación ($\alpha < 0.05$) se mantenía durante un segmento de datos contiguos de 20 ms como mínimo, es decir diez muestras de 2 puntos a 500 Hz.

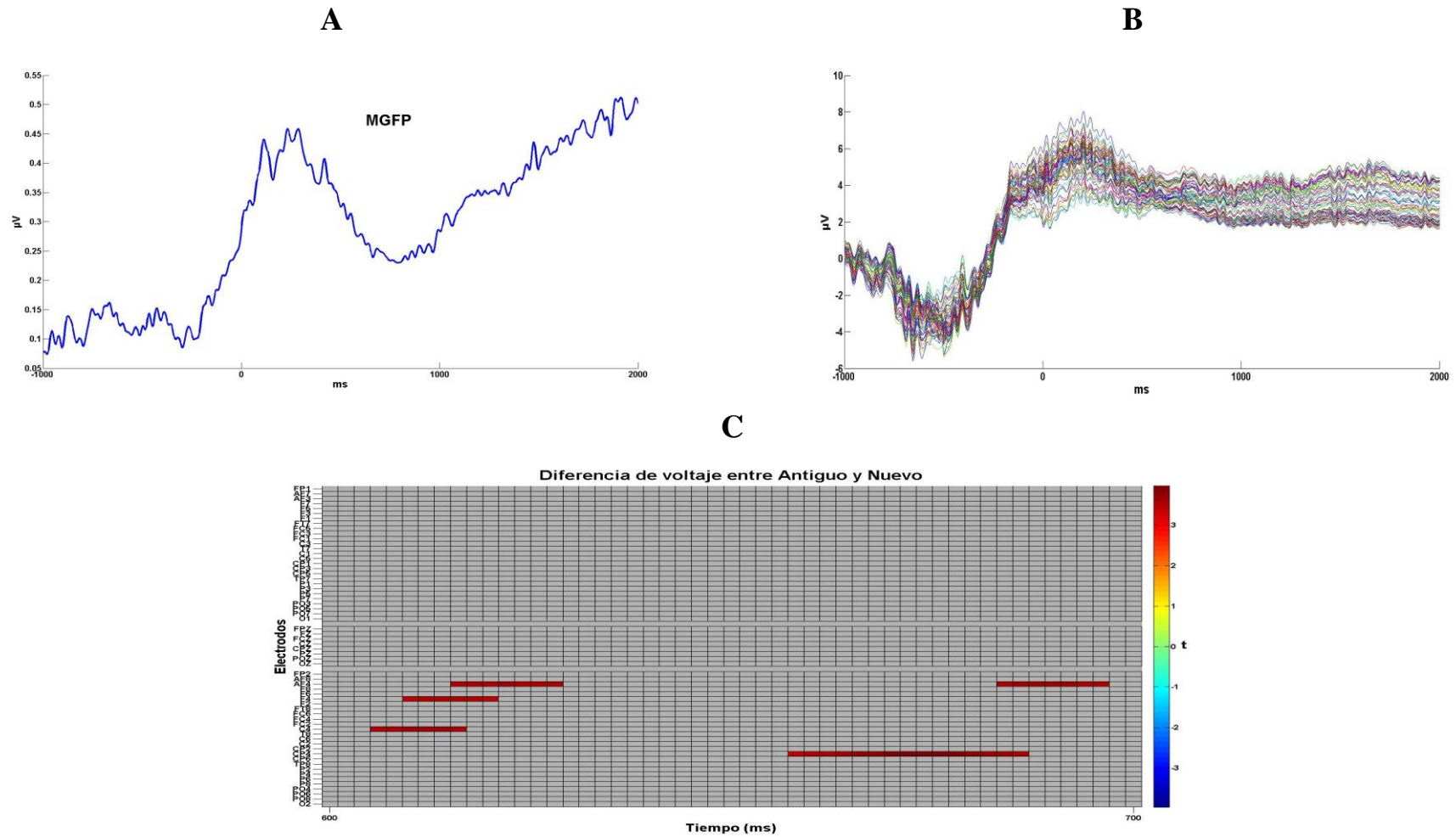


Figura 2.5. MGFP se refiere al promedio del Global Field Power (A). Representación del promedio de las condiciones colapsadas en todos los canales, gráfico *Butterfly* (B). Resultados del *mass univariate* en las ventanas de 600–700 (C) ms. Ms: milisegundos; μV : microvoltios.

2.3.2.2 Análisis de tiempo-frecuencia

Para el análisis de tiempo-frecuencia, los electrodos registrados se agruparon en las siguientes regiones de interés (ROIs): Anterior izquierda (AI) [F5, F3, F1, FC5, FC3, FC1], Anterior derecha (AD) [F2, F4, F6, FC2, FC4, FC6], Central izquierda (CI) [C5, C3, C1, CP5, CP3, CP1], Central derecha (CD) [C2, C4, C6, CP2, CP4, CP6], Posterior izquierda (PI) [P5, P3, P1, PO5, PO3, O1], Posterior derecha (PD) [P2, P4, P6, PO4, PO6, O2].

Los datos de tiempo-frecuencia se analizaron con un diseño factorial mixto de dos factores intra-sujetos, uno con dos niveles (PRESENTACIÓN: primera, segunda) y otro con seis niveles (ROI: AI, AD, CI, CD, PI, PD) y un factor entre-sujetos de dos niveles (GRUPO: privados, controles). Los valores de tiempo-frecuencia se sometieron a un análisis de covarianza (ANCOVA) de medidas repetidas en el que la potencia máxima de la banda alfa se introdujo como covariable (ver más abajo).

Para el cálculo de la actividad inducida se realizó una transformación de la señal en tiempo-frecuencia con el método de las ondículas complejas Morlet (*Complex Morlet wavelet*), utilizando para ello el software ERPWAVELAB (Morup et al., 2007). Las ondículas Morlet se obtienen aplicando una distribución gaussiana a las ondas sinusoidales. Este método mejora el equilibrio entre precisión temporal y precisión en frecuencia. Matemáticamente, la transformación por medio de las ondículas complejas de Morlet se expresa mediante la función:

$$\tilde{\varphi}(t) = \frac{1}{\sqrt{2\pi\sigma^2}} e^{-i2\pi t} e^{-t^2/2\sigma^2}$$

Esta función se aplicó sobre una época de -1000 a 2000 ms procesada con una resolución de 2 ms por cada punto temporal, resultando por tanto en 1500 puntos temporales [3000 ms / (1000/500 Hz tasa de muestreo utilizada)]. Las ondículas utilizadas presentaban una frecuencia central = 1 y un ancho de banda = 1 (Herrmann y cols., 1999; véase Sebastián y Ballesteros, 2012 para una descripción del método utilizado). De esta manera se obtuvo un ancho de 6.28 frecuencias, para un total de 4560 épocas (2349 para el grupo control y 2211 para el grupo experimental). Se analizó el rango de frecuencias entre 1 y 30 Hz, divididas entre 100 espacios de frecuencia con un intervalo de 0.3 Hz. La actividad post-estímulo se normalizó respecto al periodo de

línea base entre -500 y -250 ms para eliminar posibles artefactos generados en los bordes de las épocas durante el proceso de descomposición (Cohen, 2014).

A continuación se calculó el pico de la amplitud de alfa individual (FAI) para cada uno de los participantes. Este valor se considera el punto de corte entre las frecuencias alfa alto y alfa bajo de cada participante (Klimesch y cols. 1998b). Además, el ancho de cada una de las bandas se estimó individualmente siguiendo la regla del 20% del valor del FAI, de acuerdo con el método propuesto por Doppelmayr y cols. (1998). Además se calculó beta bajo, definida como la actividad presente entre el límite superior de alfa alto y 21Hz. La ventaja de este procedimiento de ajuste individual de la señal consiste en evitar que las frecuencias de transición como theta y alfa, que presentan patrones de sincronización opuestos frente a un mismo estímulo, se anulen recíprocamente (Klimesch y cols., 1998b). Un ejemplo de ello se observa durante la presentación de un estímulo en una tarea de memoria, donde a la sincronización en la banda theta se asocia una desincronización de la respuesta neuronal en alfa. De este modo se obtuvo la actividad inducida de todos los participantes, ajustada a la frecuencia del alfa individual (FAI) de cada uno de ellos. El promedio de los FAI de cada participante fue el siguiente para cada una de las bandas: theta (3.8–5.7 Hz), alfa bajo-1 (5.7–7.6 Hz), alfa bajo-2 (7.6–9.5 Hz), alfa alto (9.5–11.4 Hz) y beta bajo (11.4–21 Hz) para el grupo experimental y theta (3.8–5.6 Hz), alfa bajo-1 (5.6–7.5 Hz), alfa bajo-2 (7.5–9.4 Hz), alfa alto (9.4–11.2 Hz) y beta bajo (11.3–21 Hz) para el grupo control. Dichas bandas se establecieron como los rangos de análisis para el cálculo de las condiciones antiguo/nuevo. Por último, las épocas fueron segmentadas en ventanas de 250 ms consecutivos para su posterior análisis (Sebastián y cols., 2012).

2.3.3 sLORETA

Un último análisis consistió en localizar el origen neural de los componentes observados en el cuero cabelludo. Para ello se utilizó la tomografía electromagnética cerebral de baja resolución (sLORETA: Pascual-Marqui, 2002). sLORETA es una solución lineal discreta al problema inverso que permite estimar la distribución de la actividad eléctrica neuronal en el córtex, con un margen de error de localización cercano a cero. Su modelo ha sido ajustado a la referencia de un cráneo real con coordenadas Talairach (Talairach y Tournoux, 1988). El algoritmo sLORETA ha sido validado en numerosos estudios de fMRI (Mulert y cols., 2004; Vitacco y cols., 2002). En su

versión actual, calcula la densidad de corriente de 6239 *voxels* (5 mm) lo que corresponde a la sustancia gris cortical y algunas regiones parahipocampales. Aplicado a los factores temporales derivados del ACPT permite una solución más precisa en relación a la localización espacial de las áreas asociadas con los ERPs (Carretié y cols., 2004, Dien y cols., 2003). Por ello, las densidades de corriente se calcularon para los componentes seleccionados en cada participante y condición experimental. Las comparaciones estadísticas se realizaron mediante tests de aleatorización de los *voxels* (5000 permutaciones) implementados por el propio programa sLORETA. Estas pruebas están basadas en estadísticos no paramétricos (Nichols, Holmes, 2002). Los *voxels* que mostraron diferencias significativas entre grupos fueron representados en áreas de Brodmann, regiones cerebrales y en coordenadas digitalizadas de un cerebro estándar del *Montreal Neurological Institute* (MNI).

2.4 Resultados

2.4.1 Datos conductuales

2.4.1.1 Tiempos de exploración

El efecto principal de Presentación fue significativo [$F(1,36) = 156.857$; $p < .001$; $\eta^2_p = .813$; $MSe = 1.000$]. Los tiempos de exploración para los objetos nuevos ($M=2378.2$, $DT=902.7$) fueron más largos que los tiempos de exploración para los objetos repetidos ($M = 1437.5$ ms, $DT = 538.3$ ms). Ambos grupos contestaban de forma más rápida en presencia de los estímulos repetidos (con una diferencia de medias = 940.72, 95% IC [788.39, 1093.05]). Por otra parte, el efecto principal de Grupo no resultó significativo [$F(1,36) = 3.479$; $p = .07$; $\eta^2_p = .088$; $MSe=.443$], indicando que los tiempos de exploración de ambos grupos fueron similares. La interacción Condición x Grupo fue significativa [$F(1,36) = 8.844$; $p = .005$; $\eta^2_p = .197$; $MSe = .825$]. El contraste post-hoc indicó que el grupo de privados contestaba de forma más rápida ($M = 2062.0$ ms, $DT = 551.9$ ms) que el grupo control ($M = 2694.4$ ms, $DT = 1076.7$ ms) para los objetos nuevos [$t(18) = -2.385$; $p = .028$] (Figura 2.6).

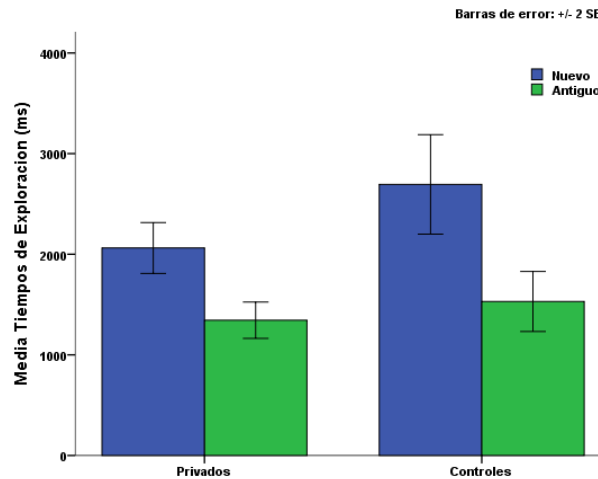


Figura 2.6. Promedio de los tiempos de exploración para el grupo de privados y controles en función del número de presentaciones de los objetos: primera (nuevo), repetida (antiguo). Barras de error: ± 2 SE (error estándar).

2.4.1.2 Precisión

El porcentaje medio de errores fue de 2,44% ($n = 31$; rango = 0–4) en la condición nuevo y de 3% ($n = 39$; rango = 0–7) en la condición antiguo para el grupo de privados, y de 2,14% ($n = 28$; rango = 0–4) en la condición nuevo y de 2,1% ($n = 27$; rango = 0–4) en la condición antiguo para el grupo control.

El efecto principal de Presentación no fue significativo [$F(1,36) = .332$; $p = .568$; $\eta_p^2 = .009$; $MSe = .087$], así como tampoco lo fueron ni el efecto principal de Grupo [$F(1,36) = 1.555$; $p = .221$; $\eta_p^2 = .041$; $MSe = .229$], ni la interacción Condición x Grupo [$F(1,36) = .434$; $p = .514$; $\eta_p^2 = .012$; $MSe = .098$].

2.4.1.3 Test de recuerdo libre

En el grupo de privados, el promedio de palabras recordadas fue de 30.26% (rango = 11–30) sobre el número de ensayos iniciales ($N = 72$), mientras para el grupo control fue de 29.44% (rango = 13–32). El ANOVA univariado no mostró diferencias entre grupos [$F(1,36) = .154$; $p = .697$; $\eta_p^2 = .004$; $MSe = .067$] por lo que ambos mostraron un rendimiento similar en la tarea. La tabla 2.5 muestra el promedio de las palabras recordadas y la desviación típica en los dos grupos.

2.4.1.4 Test de reconocimiento verbal

El promedio de palabras reconocidas en el grupo de privados fue de 77,41% (rango = 32–67) sobre el número de ensayos iniciales ($N = 72$), mientras para el grupo control el promedio fue de 78,5% (rango = 33–68). El ANOVA univariado no mostró diferencias entre grupos [$F(1,36) = .073$; $p = .788$; $\eta^2_p = .002$; $MSe = .058$] por lo que el grupo control y el grupo experimental realizaron la tarea del mismo modo. La tabla 2.3 muestra el promedio de las palabras recordadas y la desviación típica en los dos grupos.

Tabla 2.3

	Privados		Controles	
	<i>M</i>	<i>DT</i>	<i>M</i>	<i>DT</i>
Test de Recuerdo libre	30.26	(6.22)	29.44	(6.63)
Test de Reconocimiento Verbal	77.41	(11.49)	78.48	(12.82)

Media (Desviación típica) del porcentaje de respuestas correctas

2.4.2 Datos EEG

2.4.2.1 ERPs

Los correspondientes ANOVAs de medidas repetidas se llevaron a cabo sobre los componentes espaciales correspondientes al PPM, CPT y OL. La tabla 2.7 muestra un resumen de los resultados del análisis.

Componente PPM:

En el factor espacial posterior, el efecto principal de Presentación no fue significativo [$F(1,36) = .222$; $p = .640$; $\eta^2_p = .006$; $MSe = .074$] así como tampoco lo fueron ni el efecto principal de Grupo [$F(1,36) = .507$; $p = .481$; $\eta^2_p = .014$; $MSe = .107$] ni la interacción Presentación x Grupo [$F(1,36) = .000$; $p = .993$; $\eta^2_p = .000$; $MSe = .050$].

En el factor espacial anterior, no fueron significativos ni el efecto principal de Presentación [$F(1,36) = .281$; $p = .599$; $\eta^2_p = .008$; $MSe = .081$] ni el efecto principal de

Grupo [$F(1,36) = 1.031$; $p = .317$; $\eta^2_p = .028$; $MSe = .167$], ni la interacción Presentación x Grupo [$F(1,36) = .013$; $p = .910$; $\eta^2_p = .000$; $MSe = .051$].

En el factor espacial central, el efecto principal de Presentación no resultó significativo [$F(1,36) = .222$; $p = .640$; $\eta^2_p = .006$; $MSe = .074$]. Tampoco alcanzaron significación estadística el efecto principal de Grupo [$F(1,36) = .507$; $p = .481$; $\eta^2_p = .014$; $MSe = .107$] ni la interacción Presentación x Grupo [$F(1,36) = .000$; $p = .993$; $\eta^2_p = .000$; $MSe = .050$].

Componente CPT:

En el factor espacial posterior, el efecto principal de Presentación fue significativo [$F(1,36) = 4.664$; $p = .038$; $\eta^2_p = .115$; $MSe = .556$]. La amplitud promedio fue menor para los objetos nuevos ($M = -.097$, $DT = .91$) que para los repetidos ($M = .097$, $DT = 1.08$). Por tanto, la positividad era mayor en presencia de estímulos repetidos (diferencia de medias = $-.194$, 95% IC [$-.377$, $-.012$]), ver figura 2.7a. El efecto principal de Grupo no alcanzó significación estadística [$F(1,36) = .034$; $p = .855$; $\eta^2_p = .001$; $MSe = .054$], y tampoco lo hizo la interacción Presentación x Grupo [$F(1,36) = .017$; $p = .896$; $\eta^2_p = .000$; $MS = .052$].

En el factor espacial anterior, el efecto principal de Presentación resultó significativo [$F(1,36) = 7.005$; $p = .012$; $\eta^2_p = .163$; $MSe = .731$]. La amplitud promedio fue menor para los objetos nuevos ($M = -.13$, $DT = .97$) que para los repetidos ($M = .13$, $DT = 1.02$). La positividad fue mayor en presencia de estímulos repetidos (diferencia de medias = $-.264$; 95% IC [$-.467$, $-.062$]), ver figura 2.7b. El efecto principal de Grupo no fue significativo [$F(1,36) = .471$; $p = .497$; $\eta^2_p = .013$; $MSe = .102$], y tampoco la interacción Presentación x Grupo [$F(1, 36) = .477$; $p = .494$; $\eta^2_p = .013$; $MSe = .103$].

En el factor espacial central no fueron significativos ni el efecto principal de Presentación [$F(1,36) = 2.119$; $p = .154$; $\eta^2_p = .056$; $MSe = .294$] ni el efecto principal de Grupo [$F(1,36) = .014$; $p = .905$; $\eta^2_p = .000$; $MSe = .052$] ni la interacción Presentación x Grupo [$F(1,36) = .653$; $p = .425$; $\eta^2_p = .018$; $MSe = .123$].

No obstante, como el contraste de Levene reveló que la varianza del error de la condición “nuevo”, no era igual para los dos grupos [$F = 5.040$; $p = .031$], los efectos se contrastaron aplicando estadísticos no paramétricos. Respecto a la variable Presentación, la prueba de Wilcoxon para muestras relacionadas confirmó la ausencia

de diferencias entre las condiciones “antiguo” y “nuevo” ($p = .122$). Por otra parte, en relación a la variable Grupo, el estadístico U de Mann-Whitney indicó que los dos grupos no diferían ($p = .901$). Por último, las distribuciones de las condiciones “nuevo” y “antiguo” tampoco diferían entre los dos grupos ($p = .795$ y $p = .977$, respectivamente) según el estadístico U de Mann-Whitney.

Componente OL:

En el factor espacial centro-posterior, el efecto principal de Presentación no fue significativo [$F(1,36) = .564$; $p = .457$; $\eta^2_p = .015$; $MSe = .113$] y tampoco lo fue el efecto principal de Grupo [$F(1,36) = .014$; $p = .905$; $\eta^2_p = .000$; $MSe = .052$]. Sin embargo, la interacción Presentación x Grupo fue significativa [$F(1,36) = 4.377$; $p = .044$; $\eta^2_p = .108$; $MSe = .530$]. El contraste post-hoc indicó que el promedio de las amplitudes para las condiciones “antiguo” y “nuevo” se distribuía de forma diferente únicamente en el grupo de privados ($t(18) = -2.125$; $p = .048$). En este grupo, la amplitud era mayor en la condición “antiguo” ($M = .13$; $DT = .77$) que en la condición “nuevo” ($M = -.09$; $DT = .63$). Dicha diferencia no se observaba en el grupo control ($t(18) = .902$; $p = .379$). La figura 2.8a muestra los grandes promedios en los electrodos más representativos del efecto. Por otra parte, la amplitud promedio tanto para los objetos nuevos [$t(18) = .609$; $p = .550$] como para los repetidos [$t(18) = -.371$; $p = .715$] no difería entre el grupo de los privados y la de los controles.

En el factor espacial anterior, no fueron significativos ni el efecto principal de Presentación [$F(1,36) = 1.523$; $p = .225$; $\eta^2_p = .041$; $MSe = .225$] ni el efecto principal de Grupo [$F(1,36) = .161$; $p = .691$; $\eta^2_p = .004$; $MSe = .068$]. No obstante, la interacción Presentación x Grupo sí fue significativa [$F(1,36) = 4.242$; $p = .047$; $\eta^2_p = .105$; $MSe = .518$]. Las amplitudes promedio en las condiciones “antiguo” y “nuevo” diferían únicamente en el grupo de privados [$t(18) = -2.449$; $p = .025$]. En este grupo la amplitud era mayor para los objetos antiguos ($M = .21$; $DT = .797$) que para los nuevos ($M = -.08$; $DT = .79$). En el grupo control no se observaba esa diferencia [$t(18) = .558$; $p = .584$]. La figura 2.8b muestra los grandes promedios en los electrodos más representativos del efecto. De manera similar a cuanto observado anteriormente, en el grupo de privados la amplitud promedio para los objetos nuevos [$t(18) = -.182$; $p = .858$] y para los repetidos [$t(18) = .951$; $p = .354$] era similar a la del grupo control.

En el factor espacial central tampoco fueron significativos los efectos principales de Presentación [$F(1,36) = .197$; $p = .660$; $\eta^2_p = .005$; $MSe = .072$] y Grupo [$F(1,36) = .058$; $p = .811$; $\eta^2_p = .002$; $MSe = .056$]. La interacción Presentación x Grupo sí fue significativa [$F(1,36) = 4.701$; $p = .037$; $\eta^2_p = .115$; $MSe = .560$], pero los contrastes post-hoc no revelaron diferencias entre las amplitudes para los distintos tipos de objeto ni en el grupo experimental [$t(18) = -1.279$; $p = .217$] ni en el control [$t(18) = 1.768$; $p = .094$].

Tabla 2.4.

Componente	PPP			CPT			OL		
Pico (rango)	-30 ms (-200–800)			450 ms (50–1200)			1500 ms (200–2000)		
Factor	An	Ce	Po	An	Ce	Po	An	Ce	Ce-Po
P	.281	.222	.222	7.005*	2.119	4.664*	1.523	.197	.564
G	1.031	.507	.507	.471	.014	.034	.161	.058	.014
PxG	.013	.000	.000	.477	.653	.017	4.242*	4.701*	4.377*

Se muestran los valores de $F(1,36)$. Los asteriscos (en negrita los significativos) muestran los niveles de significación: * $p < .05$, ** $p < .01$, *** $p < .001$. P=Presentación; G=Grupo; P*G= Presentación por Grupo. An: Anterior; Ce: Central; Po: Posterior; An/Ce: Anterior/Central.

A

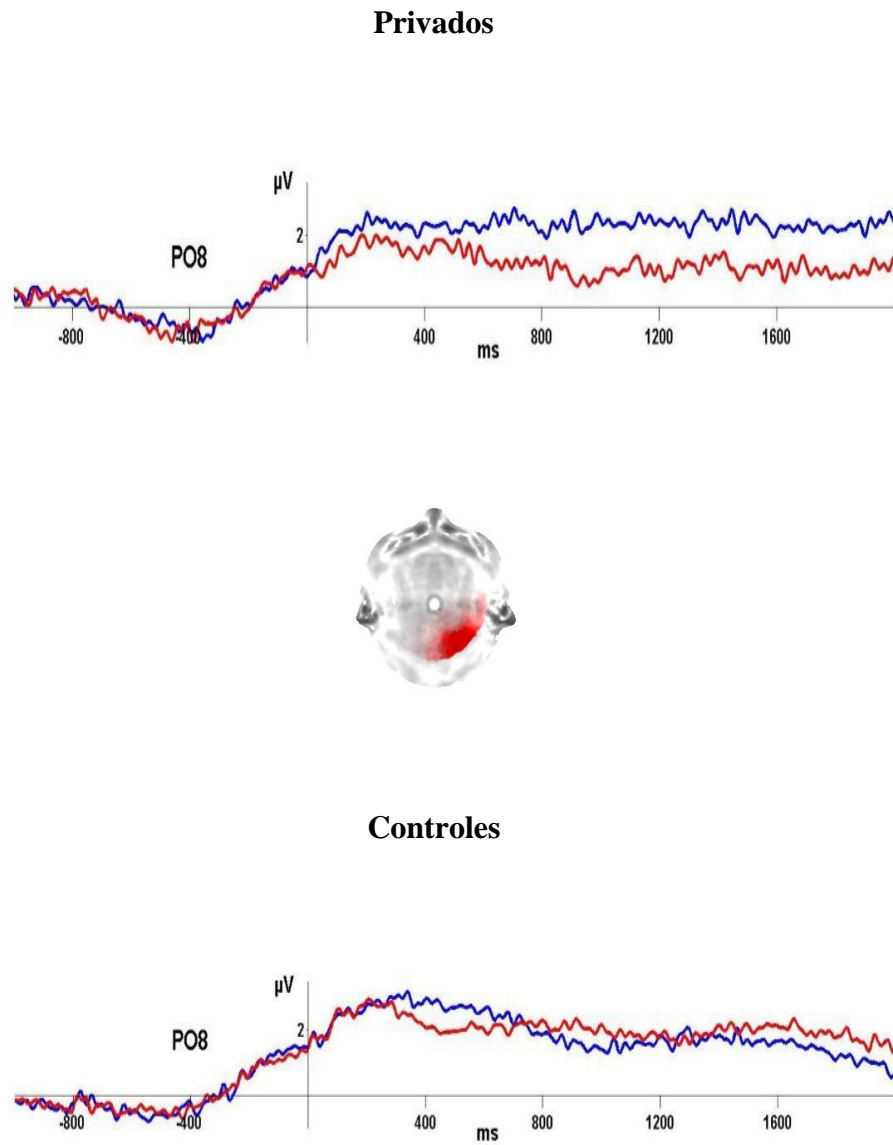


Figura 2.7a. Grandes promedios para el CPT de los electrodos más representativos del efecto en el factor espacial posterior (PO8). μV : microvoltios. Línea azul: antiguo. Línea roja: nuevo.

B

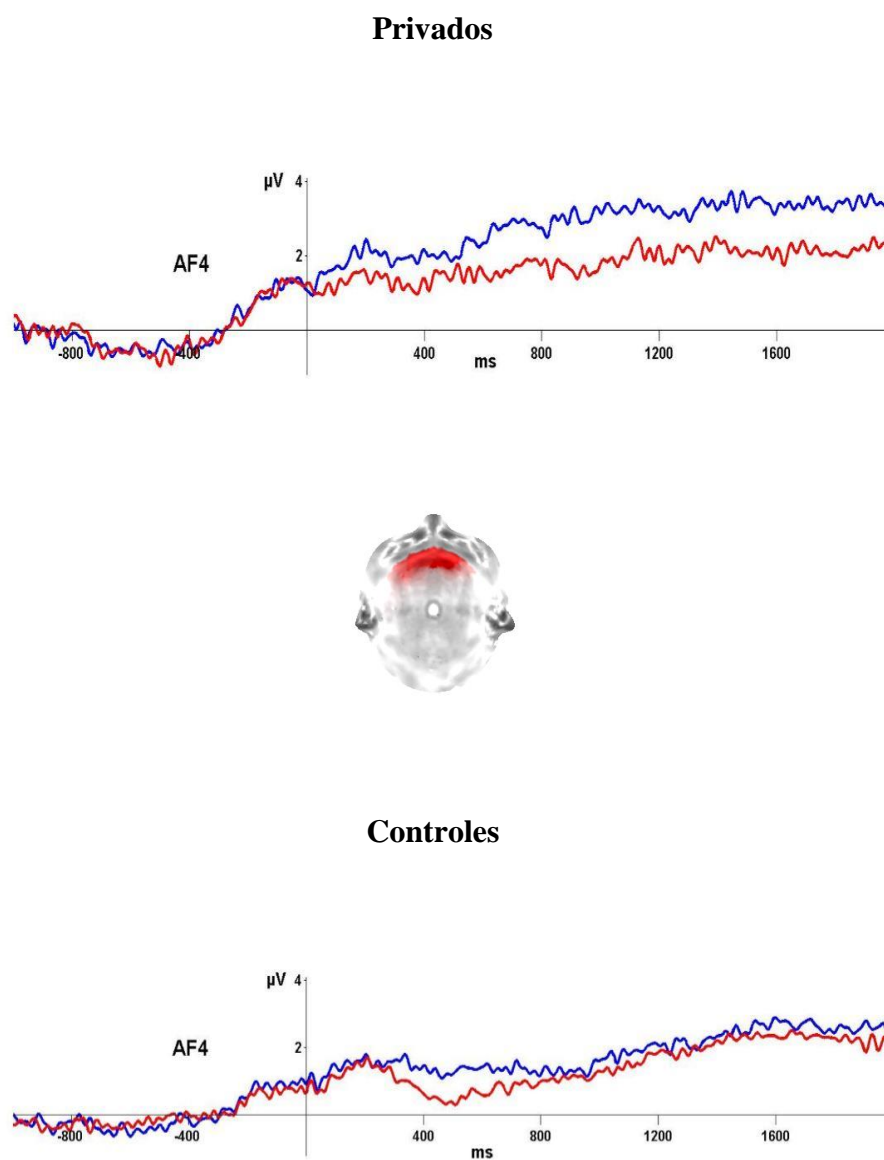
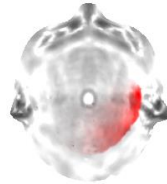
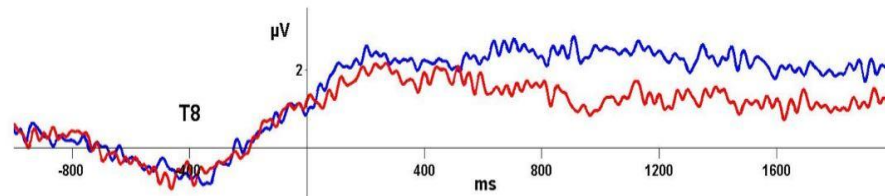


Figura 2.7b. Grandes promedios para el CPT de los electrodos más representativos del efecto en el factor espacial anterior (AF4). μV : microvoltios. Línea azul: antiguo. Línea roja: nuevo.

A

Privados



Controles

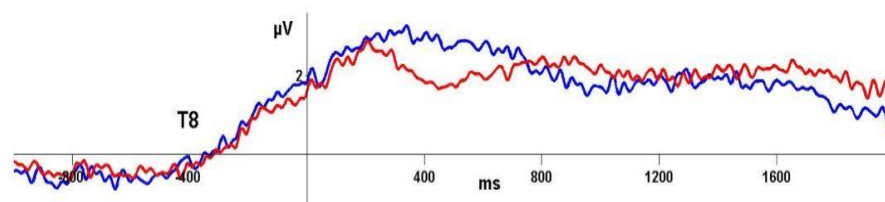


Figura 2.8a. Grandes promedios para el componente OL de los electrodos más representativos del efecto en el factor espacial centro-posterior (T8). µV: microvoltios. Línea azul: antiguo. Línea roja: nuevo.

B

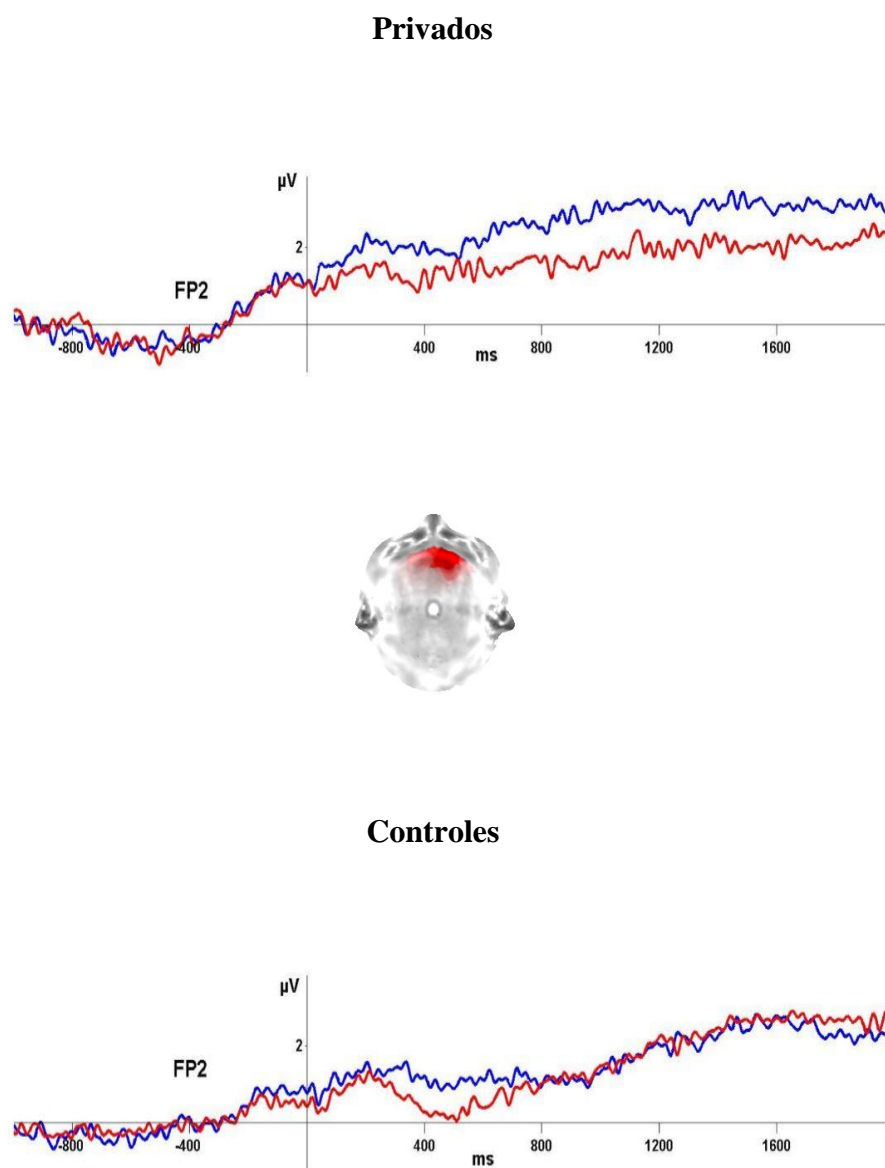


Figura 2.8b. Grandes promedios para el componente OL de los electrodos más representativos del efecto en el factor espacial anterior (FP2). μV : microvoltios. Línea azul: antiguo. Línea roja: nuevo.

2.4.2.2 Tiempo-Frecuencia

En la banda alfa bajo-1, la covariable FAI ajustaba las puntuaciones en las ventanas de 750–1000 ms, 1000–1250 ms, 1250–1500 ms y 1500–1750 ms. En la frecuencia alfa bajo-2, entre 750–1000 ms y 1000–1250 ms. En alfa alto, en las ventanas de 0–250 ms, 250–500 ms, 1000–1250 ms, 1250–1500 ms y 1500–1750 ms. En la banda beta bajo entre 250–500 ms, 500–750 ms, 750–1000 ms, 1000–1250 ms, 1250–1500 ms y 1500–1750 ms.

A continuación se presentan los resultados estadísticamente significativos. Los resultados de todos los efectos principales e interacciones, independientemente de su significación estadística, pueden consultarse en las tablas 2.5–2.9.

Theta (3.8–5.7 Hz grupo privados; 4–5.8 Hz grupo controles)

No se observaron resultados significativos en ninguna de las ventanas de tiempo analizadas en esta banda de frecuencia (ver tabla 2.5)

Alfa bajo-1 (5.7–7.6 Hz grupo privados; 5.6–7.5 Hz grupo controles)

Entre 250 y 500 ms, la interacción Presentación x Grupo fue significativa [$F(1,36) = 5.281$; $p = .028$; $\eta^2_p = .131$; $MSe = .608$]. En el grupo de privados de la visión, la amplitud promedio fue menor para los objetos nuevos ($M = 1.02 \mu V$, $DT = .12 \mu V$) que para los repetidos ($M = 1.06 \mu V$, $DT = .14 \mu V$). Por tanto, los objetos nuevos se asociaban a una mayor desincronización [$t(113) = -3.312$; $p = .001$]. Por el contrario, en el grupo control la amplitud promedio fue mayor para los objetos nuevos ($M = 1.05 \mu V$, $DT = .11 \mu V$) que para los repetidos ($M = 1.00 \mu V$, $DT = .11 \mu V$), de modo que eran los objetos antiguos los que se asociaban a una mayor desincronización [$t(113) = 3.440$; $p = .001$] (Figura 2.10).

Además, la amplitud promedio para los objetos nuevos se asociaba a una mayor desincronización en el grupo de privados [$t(113) = -2.169$; $p = .032$] respecto al de control, mientras que para los objetos repetidos dicha amplitud fue menor en el grupo control respecto al grupo de privados [$t(113) = 3.701$; $p < .001$].

Entre 500 y 750 ms, la interacción de Presentación x ROIs x Grupo fue significativa [$F(5,175) = 3.284$; $p = .031$; $\eta^2_p = .086$; $MSe = .682$]. En la ROI2 del grupo de privados, la amplitud promedio fue menor para los objetos nuevos ($M = 1.00 \mu V$, DT

= .17 μ V) que para los repetidos ($M = 1.19\mu\text{V}$, $DT = .17\mu\text{V}$). Por tanto, los objetos nuevos se asociaban a una mayor desincronización [$t(18) = -2.491$; $p = .023$]. En el grupo control, en cambio, ningún contraste alcanzó el nivel de significación.

Alfa bajo-2 (7.6–9.5 Hz grupo privados; 7.5–9.4 Hz grupo controles)

El efecto principal de Grupo fue significativo en el periodo de línea base [$F(1, 35) = 7.746$; $p = .009$; $\eta^2_p = .181$; $MSe = .772$]. La amplitud fue menor para el grupo de privados ($M = .87\mu\text{V}$) que para el grupo control ($M = .898\mu\text{V}$). Por tanto, los primeros mostraban una mayor desincronización (diferencia de medias = $-.029\mu\text{V}$, 95% IC [$-.051\mu\text{V}$, $-.008\mu\text{V}$]).

Entre 250 y 500 ms, la interacción de Presentación x ROIs x Grupo fue significativa [$F(5,175) = 2.992$; $p = .039$; $\eta^2_p = .079$; $MSe = .663$]. Sin embargo, el contraste post-hoc no alcanzó la significación en ninguna de las comparaciones realizadas.

Entre 500 y 750 ms, la interacción Presentación x ROIs fue significativa [$F(5,175) = 3.738$; $p = .017$; $\eta^2_p = .096$; $MSe = .762$]. Sin embargo, el contraste post-hoc no reveló ninguna comparación significativa. Por último, aunque la interacción Presentación x ROIs x Grupo también fue significativa [$F(5,175) = 5.278$; $p = .003$; $\eta^2_p = .131$; $MSe = .899$], el contraste post-hoc no confirmó dicha significación en ninguna de las comparaciones.

Alfa alto (9.5–11.4 Hz grupo privados; 9.4–11.2 Hz grupo controles)

En línea base, el efecto principal de Grupo resultó significativo [$F(1,35) = 4.380$; $p = .044$; $\eta^2_p = .111$; $MSe = .530$]. La amplitud promedio fue menor en el grupo de privados ($M = .78\mu\text{V}$) que en el grupo control ($M = .90\mu\text{V}$). Por tanto, los privados mostraron una mayor desincronización de esta banda (diferencia de medias = $-.027\mu\text{V}$, 95% IC [$-.054\mu\text{V}$, $-.001\mu\text{V}$]).

Entre 500 y 750 ms la interacción de Presentación x Rois x Grupo fue significativa [$F(5,175) = 3.109$; $p = .036$; $\eta^2_p = .082$; $MSe = .668$]. Sin embargo, ninguna de las comparaciones post-hoc alcanzó la significación estadística.

Entre 1000 y 1250 ms, el efecto principal de Grupo resultó significativo [$F(1,35) = 4.795$; $p = .035$; $\eta^2_p = .120$; $MSe = .567$]. De nuevo, la amplitud fue menor en el grupo

de privados ($M = .95\mu\text{V}$) que en el grupo control ($M = 1.02\mu\text{V}$), mostrando los primeros una mayor desincronización (con una diferencia de medias = $-.077\mu\text{V}$, 95% $[-.148\mu\text{V} - .006\mu\text{V}]$).

Entre 1250 y 1500 ms, el efecto principal de Grupo también resultó significativo [$F(1,35) = 5.500$; $p = .025$; $\eta^2_p = .136$; $MSe = .626$]. Como en las anteriores ocasiones, el grupo experimental ($M = .96 \mu\text{V}$, $DT = .03 \mu\text{V}$) mostró una mayor desincronización respecto al grupo control ($M = 1.06 \mu\text{V}$, $DT = .03 \mu\text{V}$), con una diferencia de medias de $-.100\mu\text{V}$, 95% IC $[-.187\mu\text{V}, -.013\mu\text{V}]$.

La interacción de Presentación x ROIs x Grupo también fue significativa [$F(5,175) = 3.394$; $p = .033$; $\eta^2_p = .088$; $MSe = .663$]. En el grupo de privados, la amplitud promedio fue menor para los objetos nuevos que para los repetidos en las siguientes ROI: AI [$t(18) = -3.955$; $p = .001$], AD [$t(18) = -4.661$; $p < .000$], CI [$t(18) = -3.478$; $p = .003$], CD [$t(18) = -2.720$; $p = .014$], PI [$t(18) = -2.238$; $p = .038$]. En cuanto al grupo control, la amplitud promedio fue menor para los objetos nuevos en las siguientes ROIs: CI [$t(18) = -2.817$; $p = .011$], CD [$t(18) = -2.781$; $p = .012$], PI [$t(18) = -3.460$; $p = .003$], PD [$t(18) = -3.146$; $p = .003$] (ver Figura 2.11).

Beta bajo (11.4–21 Hz grupo privados; 11.2–21 Hz grupo controles)

Entre 250 y 500 ms la interacción de Presentación x Roi fue significativa [$F(5, 175) = 3.858$; $p = .013$; $\eta^2_p = .099$; $MSe = .793$]. Sin embargo, ningún contraste post-hoc alcanzó la significación estadística.

Tabla 2.5.

Efecto	df	L.B.	0:250	250:500	500:750	750:1000	1000:1250	1250:1500	1500:1750	1750:2000
G	1,35	.649.	.582	.650	1.038	.048	.040	.403	.036	.580
P	1,35	.039	.140	.415	1.567	.596	1.070	2.437	1.200	.421
PxG	1,35	.066	.011	.187	.460	1.750	1.833	.165	.522	.631
ROI	5,175	.334	1.033	.852	.550	.561	.542	2.437	1.006	1.500
ROIxG	5,175	.793	.292	.324	.101	.123	.278	.163	.547	1.163
PxROI	5,175	.307	.904	.491	1.531	.115	.663	.343	.173	1.122
PxROIxG	5,175	.202	1.023	1.383	.888	.894	.493	.642	2.454	1.193

Resultados del ANCOVA para la frecuencia theta (3,8–5,7 Hz grupo privados; 4–5,8 Hz grupo controles). Se muestran los valores de F y los grados de libertad (df). Los asteriscos muestran los niveles de significación (en negrita los resultados significativos): * $p < .05$, ** $p < .01$, *** $p < .001$. G: grupo; P: presentación; L.B.: línea base.

Tabla 2.6.

Efecto	df	L.B.	0:250	250:500	500:750	750:1000	1000:1250	1250:1500	1500:1750	1750:2000
G	1,35	2.243	.398	.466	1.482	1.135	.854	.480	1.229	.537
P	1,35	.002	.004	1.158	3.943	.314	.165	.001	.070	.138
PxG	1,35	.437	2.803	5.281*	3.770	1.141	1.878	.000	1.202	.714
ROI	5,175	.115	1.078	2.186	.912	.980	.830	.354	1.966	.476
ROIxG	5,175	.492	1.768	1.469	1.256	.201	.681	1.375	.116	1.198
PxROI	5,175	.698	.262	.288	.442	.220	.254	.440	1.192	.775
PxROIxG	5,175	.345	.300	1.605	3.284*	1.622	.420	.279	1.201	1.569

Resultados del ANCOVA para la frecuencia alfa bajo-1 (5,7–7,6 Hz grupo privados; 5,6–7,5 Hz grupo controles). Se muestran los valores de F y los grados de libertad (df). Los asteriscos muestran los niveles de significación (en negrita los resultados significativos): * $p < .05$, ** $p < .01$, *** $p < .001$. G: grupo; P: presentación; L.B.: línea base.

Tabla 2.7.

Efecto	df	L.B.	0:250	250:500	500:750	750:1000	1000:1250	1250:1500	1500:1750	1750:2000
G	1,35	7.746**	.001	.485	.101	.114	.492	2.715	.391	.926
P	1,35	.005	.000	.537	.370	1.761	.001	.650	.512	.560
PxG	1,35	.373	1.243	.451	.179	1.470	1.113	.018	.185	.293
ROI	5,175	.703	1.466	.258	.490	.885	.686	1.346	1.110	.279
ROIxG	5,175	.579	.766	.312	.857	.417	.314	.189	1.301	.494
PxROI	5,175	1.065	.621	.832*	3.738*	1.516	.738	1.207	1.871	.576
PxROIxG	5,175	.500	1.302	2.992**	5.278**	2.032	1.109	1.278	2.075	2.593

Resultados del ANCOVA para la frecuencia alfa bajo-2 (7,6–9,5 Hz grupo privados; 7,5–9,4 Hz grupo controles). Se muestran los valores de F y los grados de libertad (df). Los asteriscos muestran los niveles de significación (en negrita los resultados significativos): * $p < .05$, ** $p < .01$, *** $p < .001$. G: grupo; P: presentación; L.B.: línea base.

Tabla 2.8.

Efecto	df	L.B.	0:250	250:500	500:750	750:1000	1000:1250	1250:1500	1500:1750	1750:2000
G	1,35	4.380*	.912	2.871	3.401	2.611	4.795*	5.500*	3.879	3.044
P	1,35	.097	.417	.013	.008	.004	.002	.003	.159	.185
PxG	1,35	.964	.425	.000	.262	.009	.927	1.104	.230	1.003
ROI	5,175	.903	.958	.242	.144	.044	.403	1.034	.192	.228
ROIxG	5,175	.409	1.049	1.023	.714	.562	2.192	.604	.414	.204
PxROI	5,175	1.055	.436	.235	.816	.192	.824	1.324	2.359	.093
PxROIxG	5,175	.361	2.732	2.854	3.109*	1.768	.679	3.394*	1.193	.718

Resultados del ANCOVA para la frecuencia alfa alto (9,5–11,4 Hz grupo privados; 9,4–1,2 Hz grupo controles). Se muestran los valores de F y los grados de libertad (df). Los asteriscos muestran los niveles de significación (en negrita los resultados significativos): * $p < .05$, ** $p < .01$, *** $p < .001$. G: grupo; P: presentación; L.B.: línea base.

Tabla 2.9.

Efecto	df	L.B.	0:250	250:500	500:750	750:1000	1000:1250	1250:1500	1500:1750	1750:2000
G	1,35	1.284	.559	1.348	.410	3.147	1.174	1.621	.253	2.590
P	1,35	.195	.921	.339	.284	.007	1.168	.532	.315	.755
PxG	1,35	1.289	1.619	.094	.001	1.100	.356	.500	.167	.564
ROI	5,175	.523	.311	.693	.494	.612	1.441	1.077	.932	.373
ROIxG	5,175	1.643	.497	1.396	.968	.822	.431	.789	1.155	1.692
PxROI	5,175	.621	.206	3.858	.318	.618	.694	.999	1.283	.335
PxROIxG	5,175	1.224	.164	.157	.314	.597	.722	.535	.652	.480

Resultados del ANCOVA para la frecuencia beta bajo (11,4–21 Hz grupo privados; 11,2–21 Hz grupo controles). Se muestran los valores de F y los grados de libertad (df). Los asteriscos muestran los niveles de significación (en negrita los resultados significativos): * $p < .05$, ** $p < .01$, *** $p < .001$. G: grupo; P: presentación; L.B.: línea base.

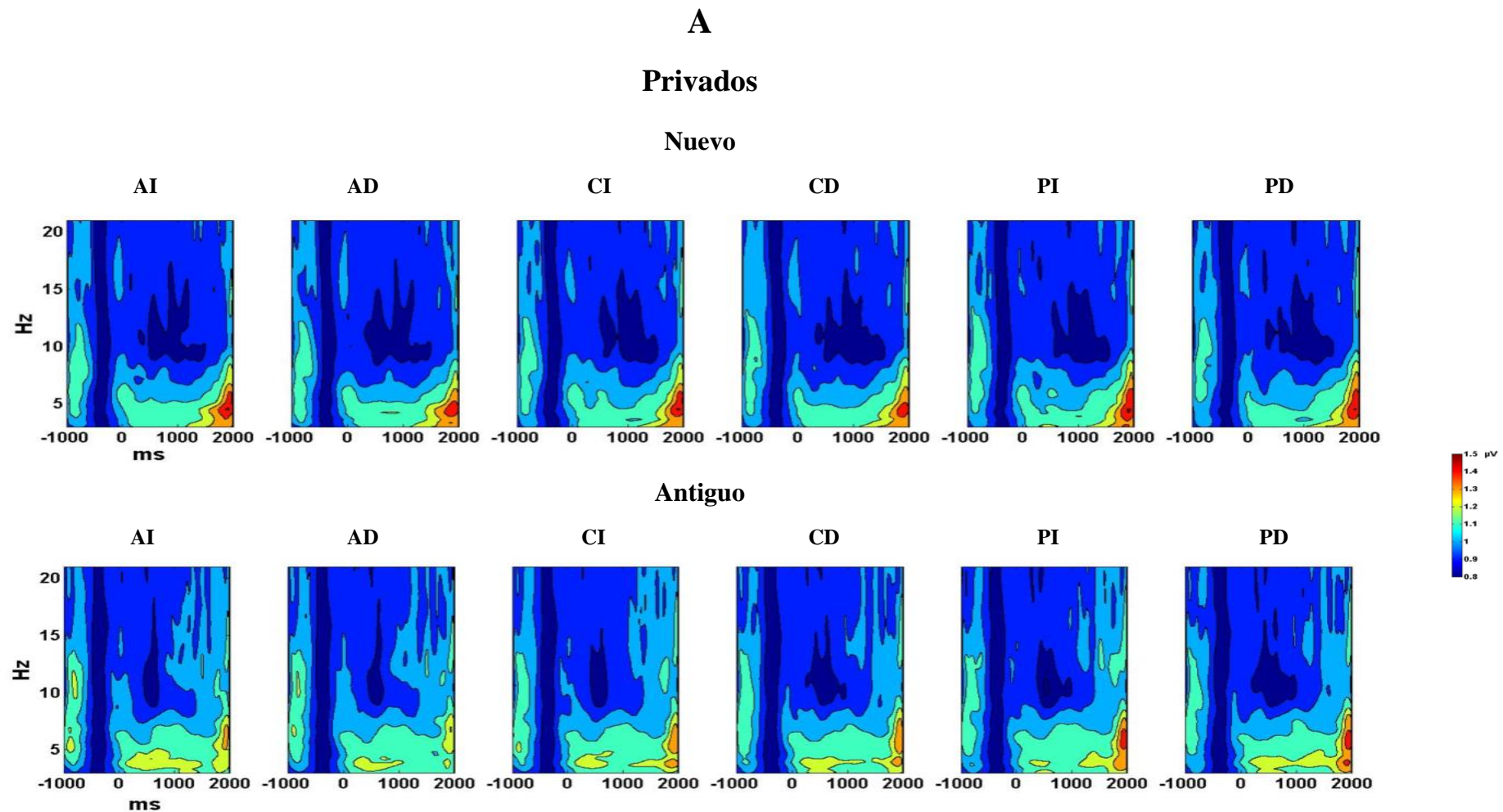


Figura 2.9a. Actividad inducida canónica para el grupo de privados representando la primera (Nuevo) y la segunda presentación (Antiguo). Desde la izquierda hacia la derecha se muestran las ROIS Anterior izquierda (AI), Anterior derecha (AD), Central izquierda (CI), Central derecha (CD), Posterior izquierda (PI), Posterior derecha (PD). Ms: milisegundos; Hz: hercios; μ V: microvoltios.

B
Controles
Nuevo

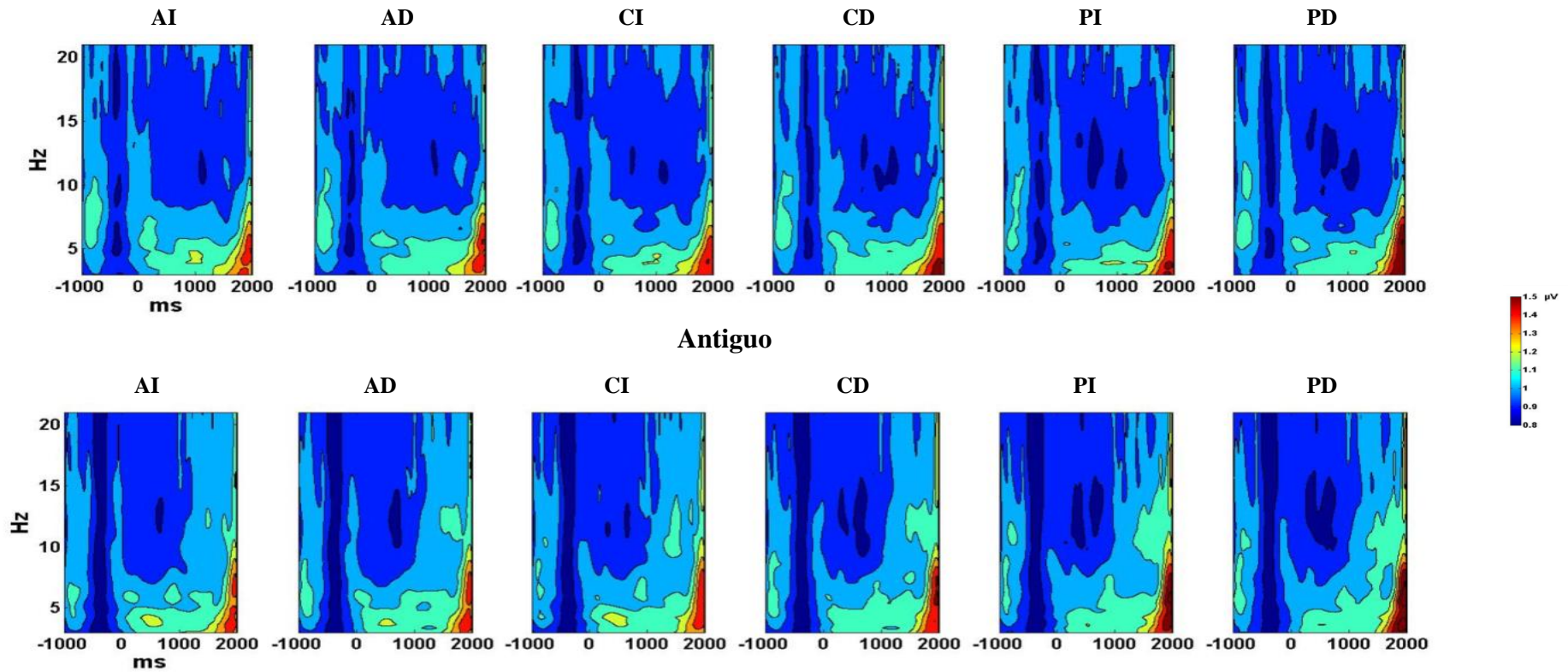
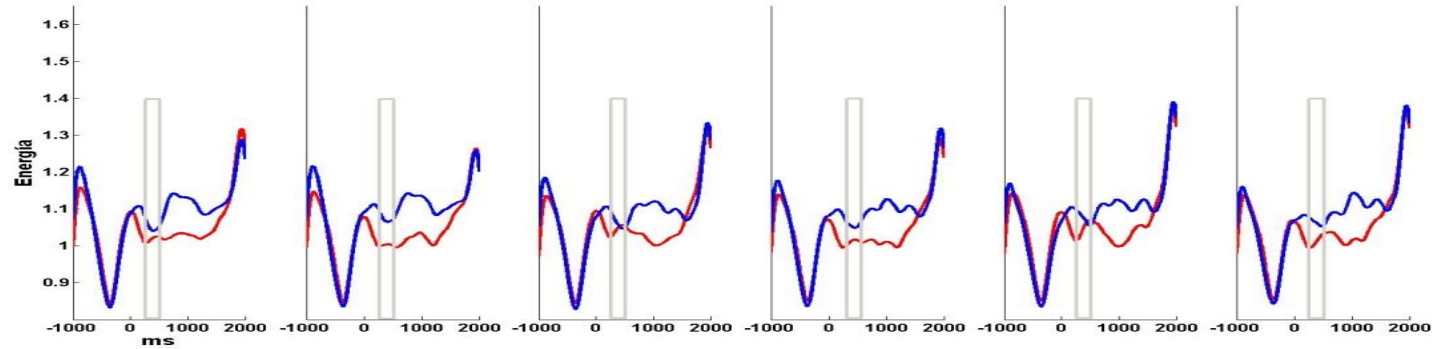
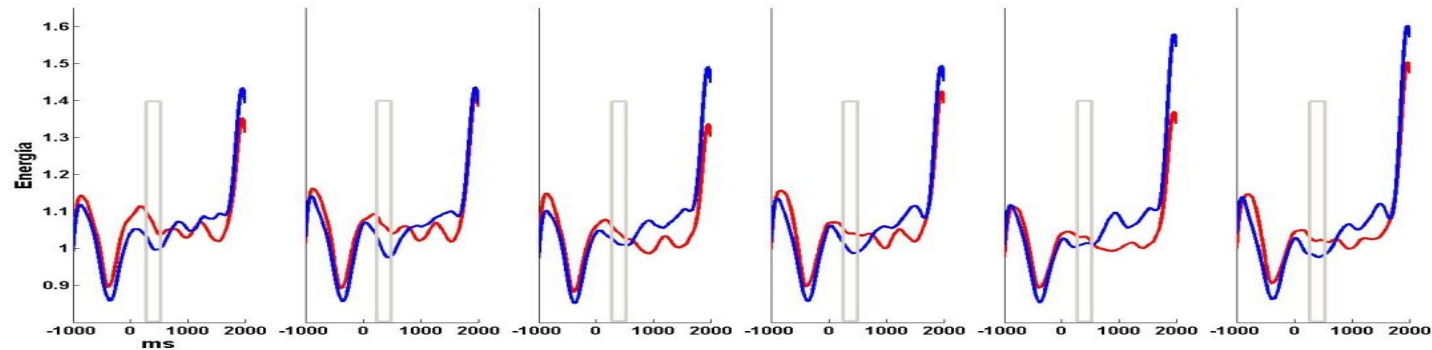


Figura 2.9b. Actividad inducida canónica para el grupo control representando la primera (Nuevo) y la segunda presentación (Antiguo). Desde la izquierda hacia la derecha se muestran las ROIs Anterior izquierda (AI), Anterior derecha (AD), Central izquierda (CI), Central derecha (CD), Posterior izquierda (PI), Posterior derecha (PD). Ms: milisegundos; Hz: hercios; μ V: microvoltios.

Privados



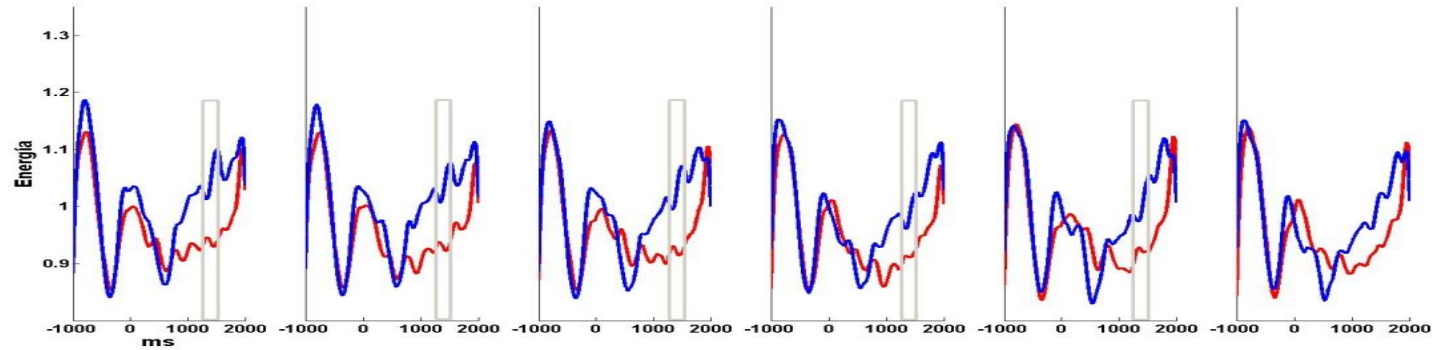
Controles



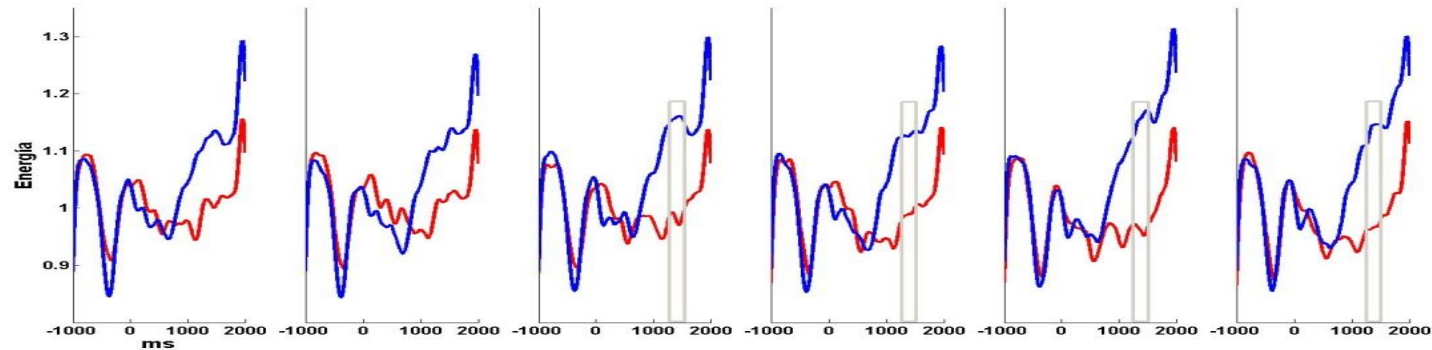
— Antiguo
— Nuevo

Figura 2.10. Actividad inducida individual en la banda de alfa bajo1 (5,7–7,6 Hz grupo privados; 5,6–7,5 Hz grupo controles) representando la interacción Presentación x Grupo en la ventana de 250 a 500 ms (rectángulo gris). Desde la izquierda hacia la derecha se muestran las ROIs Anterior izquierda, Anterior derecha, Central izquierda, Central derecha, Posterior izquierda, Posterior derecha, Nuevo: Primera presentación, Antiguo: Segunda Presentación.

Privados



Controles



— Antiguo
— Nuevo

Figura 2.11. Actividad inducida individual en la banda de alfa alto (9,5–11,4 Hz grupo privados; 9,4–11,2 Hz grupo controles) representando la interacción Presentación x ROI x Grupo en la ventana de 1250 a 1500 ms (rectángulo gris). Desde la izquierda hacia la derecha se muestran las ROIs Anterior izquierda, Anterior derecha, Central izquierda, Central derecha, Posterior izquierda, Posterior derecha, Nuevo: Primera presentación, Antiguo: Segunda Presentación.

2.4.2.3 sLORETA

La densidad de corriente se calculó para cada sujeto y condición sobre los factores temporales que a nivel de superficie (ERPs) mostraban diferencias significativa para los efectos de memoria. De este modo los factores seleccionados fueron dos, el que se asociaba con el componente positivo tardío y el que se asociaba con la onda lenta.

Componente CPT:

De acuerdo con los resultados de los ERPs el factor analizado fue Presentación. El resultado del contraste por pares para muestras relacionadas no resultó significativo ($p = .48180$). Las diferencias de actividad encontradas en los ERPs para objetos nuevos y repetidos no se reflejaban en el análisis de fuentes, donde el nivel de activación cerebral de dichos objetos no variaba. Con el fin de averiguar si los dos grupos habían necesitado del mismo nivel de activación para ejecutar la tarea, de forma exploratoria, realizamos un contraste para muestras independientes para el factor Grupo. Este contraste alcanzó el nivel de significación ($p = .02540$; coordenadas MNI (x, y, z) = 25, -95, 10; región anatómica: giro occipital medio derecho (BA18). El grupo de privados presentaba una menor activación respecto al grupo control (figura 2.12).

Componente OL:

De acuerdo con los resultados de los ERPs el factor analizado fue Presentación x Grupo. Para ello se contrastó la diferencia de actividad de los objetos antiguo menos los objetos nuevos entre ambos grupos. El resultado del contraste por pares (muestras independientes) no fue significativo ($p = .98380$). Las diferencias de actividad encontradas en los ERPs para objetos nuevos y repetidos entre privados y controles no se reflejaban en el análisis de fuentes, donde el nivel de activación cerebral de dichos objetos no distinguía dos fuentes de actividad separadas. Con el fin de averiguar si los dos grupos habían necesitado del mismo nivel de activación para ejecutar la tarea, de forma exploratoria, realizamos un contraste para el factor Grupo. Este contraste alcanzó el nivel de significación ($p=.04600$; coordenadas MNI (x, y, z) = 60, -50, 30; región anatómica: giro supramarginal derecho (BA40). El grupo de privados presentaba una menor activación respecto al grupo control (figura 2.13).

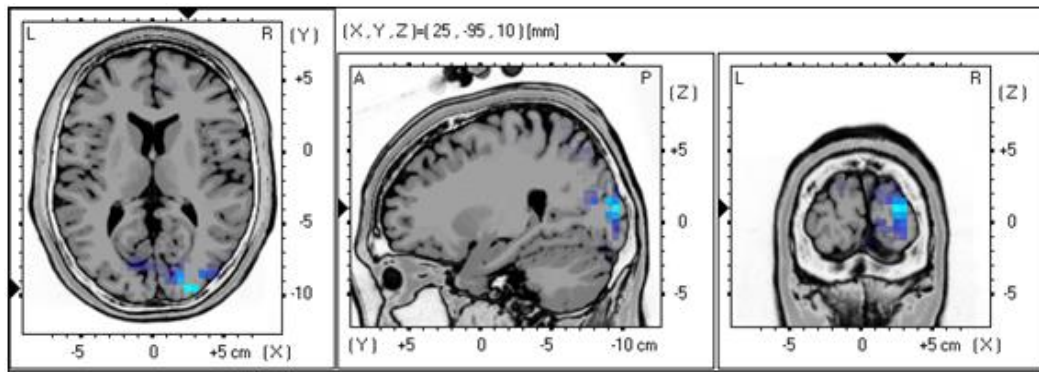


Figura 2.12. Análisis de localización de fuente (sLORETA) para el factor Grupo. La figura muestra un decremento en la activación del componente CPT en el giro occipital medial derecho (BA18) relativo al grupo de privados frente al grupo control.

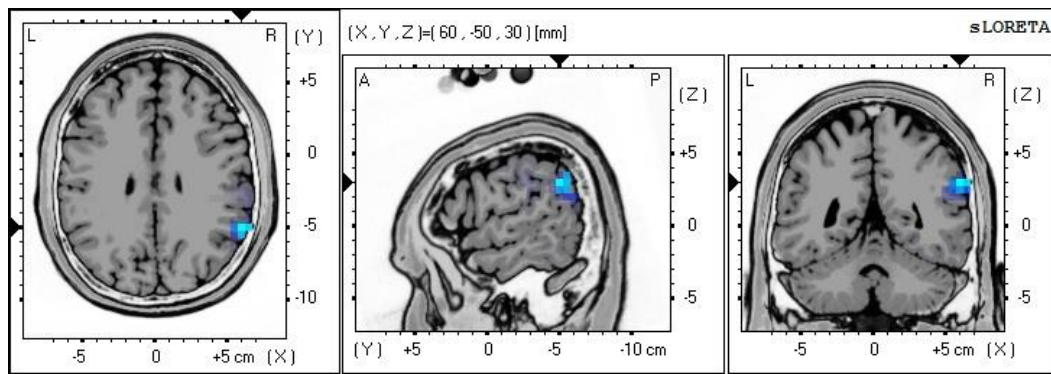


Figura 2.13. Análisis de localización de fuente (sLORETA) para el factor Grupo. La figura muestra un decremento en la activación del componente OL en el giro supramarginal derecho (BA40) relativo al grupo de privados frente al grupo control.

2.5 Discusión

2.5.1 El efecto de privación visual a corto plazo en las tareas de conducta

En línea con los resultados descritos en estudios anteriores sobre memoria háptica (Sebastián, Reales y Ballesteros, 2011), en el presente experimento se observó un robusto efecto de memoria antiguo/nuevo en la tarea de reconocimiento háptico. Ambos grupos exploraron los objetos repetidos más rápidamente que los objetos nuevos. Además, los participantes del grupo de privados de la visión exploraron los objetos nuevos de forma más rápida en comparación al grupo control. Por otro lado, en esta tarea es habitual encontrar que los participantes no privados muestren una precisión muy alta (Ballesteros y cols. 1999; Klatzky y cols. 1985), incluso con participantes ancianos (Sebastián, Reales y Ballesteros, 2011). En consonancia con los resultados de estos trabajos, los dos grupos de nuestro estudio presentaron un alto porcentaje de aciertos en la tarea de reconocimiento háptico. Además, privados y controles realizaron la prueba con tasas de errores similares tanto en el reconocimiento de objetos antiguos como en el de los nuevos. En otros estudios que han comparado privados y no privados (Crabtree, Norman, 2014), la ausencia de diferencias entre grupos también se ha observado en tareas relacionadas con procesos de naturaleza más perceptiva (pruebas de discriminación de objetos 3D), y utilizando un procedimiento experimental distinto que implicaba diferencias en la codificación del material (periodo fijo de tres segundos y los controles siempre en situación de visión normal).

En cuanto a las tareas verbales de reconocimiento y recuerdo libre, el rendimiento del grupo de participantes privados de la visión no se diferenciaba del rendimiento del grupo control, sugiriendo que ambos recuperaban con la misma eficacia el material adquirido en la tarea de exploración táctil.

En su conjunto los resultados sugieren que la privación visual habría modulado la latencia de respuesta durante la primera presentación de los objetos, permitiendo un acceso más rápido a su representación en la memoria a largo plazo.

Una posible explicación de este resultado se relacionaría con efectos de potenciación perceptiva táctil como consecuencia de la privación de la visión. Por ejemplo, algunos estudios han encontrado un efecto de facilitación perceptiva en tareas de sensibilidad táctil (Facchini y Aglioti, 2005) y de discriminación de objetos 2D

(Weisser y cols., 2005) asociados a un mejor rendimiento en el grupo de privados frente a los controles. Sin embargo ninguno de estos estudios ha registrado RTs puesto que recurrían a periodos de exploración fijos.

Alternativamente las discrepancias encontradas entre ambos grupos podrían deberse a procesos de tipo atencional o de alerta fásica/*arousal*, una interpretación que sería compatible con los resultados en la banda alfa bajo-1 en el análisis de tiempo frecuencia (que serán explicados posteriormente). Por lo tanto el decremento en los tiempos de reacción observado en este experimento para los objetos nuevos en el grupo de privados, podría deberse a una modulación ejercida por la privación de la visión sobre el nivel de activación durante esta primera exploración de los objetos.

2.5.2 El efecto de privación visual a corto plazo en los ERPs

De acuerdo con anteriores resultados (Sebastián, Reales y Ballesteros, 2011), esperábamos replicar el efecto parietal antiguo/nuevo descrito en tareas de memoria háptica de reconocimiento. En línea con nuestra predicción, los potenciales asociados con los estímulos repetidos mostraron un incremento de positividad respecto a los asociados con los estímulos nuevos. El factor temporal relacionado con el CPT en el que se reflejaba este efecto, alcanzó su pico máximo a los 450 ms. Esta latencia coincide con las ventanas temporales en las que aparecen estos efectos, tanto en modalidad háptica (550–750 ms; Sebastián y cols., 2011), como en visual (400–800 ms; Johnson, 1995; Rugg, 1995; Rugg y cols., 1998b; Curran, 2000). No obstante, a diferencia de Sebastián y cols. (2011), quienes encontraron que este efecto de memoria se distribuía ampliamente por todo el cuero cabelludo, en el presente estudio el efecto de memoria fue significativo en dos de los tres factores espaciales investigados: uno anterior y otro posterior. Según el modelo del doble proceso descrito anteriormente, estos dos factores espaciales serían un reflejo del *mid-frontal* y el *parietal old/new effect*, que se relacionan con procesos de familiaridad y recolección, respectivamente. Sin embargo la descomposición con el ACP incluía la actividad asociada de estos factores espaciales en un único factor temporal. Puesto que en Sebastián y cols. (2011) se realizó un análisis convencional basado en la inspección visual de toda la época (2000 ms post estímulo), y los autores tampoco pudieron aislar dos componentes separados, ya que describieron el efecto antiguo/nuevo en una única ventana temporal (550 a 750 ms), concluimos que los factores espaciales (posterior y anterior) resultados

significativos al efecto de memoria en el factor temporal CPT estuviesen explicando un mismo proceso. Este factor temporal (CPT), además, no se veía afectado por la privación de la visión, ya que no se hallaron diferencias significativas entre el grupo de los privados respecto al grupo control. Ambos grupos por lo tanto codificaban y recuperaban de forma similar la información procesada hápticamente en esta ventana de tiempo.

De particular importancia para los propósitos de esta tesis, son los resultados que sugieren que el grupo de privados mostraba un efecto antiguo/nuevo a partir de 1000 ms que no se observaba en el grupo control. El factor temporal relacionado con este efecto, correspondiente al componente OL, se mostró sensible a la manipulación experimental en dos de los tres factores espaciales extraídos, uno anterior y otro centro-posterior. Atendiendo a su latencia este factor temporal podría tratarse del componente pre-frontal derecho descrito por Wilding y Rugg (1996). A pesar de que este componente ha sido inicialmente relacionado con aspectos explícitos del reconocimiento, como los procesos de recuperación y decisión o aquéllos otros relacionados con el contexto de estudio del ítem (Wilding y Rugg 1996), interpretaciones posteriores han cuestionado su implicación en los procesos de recuperación, asumiendo que únicamente guarda relación con procesos de monitorización o de decisión (*post-retrieval*; Hayama, Johnson y Rugg, 2008; véase Friedman y Johnson, 2000, para una revisión).

La presencia de este efecto únicamente en el grupo de los privados concuerda con los resultados descritos por Roder y cols (2001), quienes hallaron diferencias similares entre sus participantes ciegos y controles utilizando una tarea de memoria incidental con fase de reconocimiento explícito y estímulos auditivos. Tales discrepancias podrían guardar relación con estrategias de procesamiento más eficientes para los estímulos nuevos (Roder y cols., 2001), como sugieren tanto nuestros datos de conducta como la interpretación de estos autores. Roder y cols. (2001) encontraron un efecto fronto-central cuyo curso temporal era posterior al efecto parietal antiguo/nuevo. Los autores sugirieron que tales efectos se podían deber a estrategias de recuperación, tales como procesos de evaluación post-recuperación y monitorización de la información recuperada, que se darían con una mayor eficiencia en los ciegos en comparación con los controles. Considerando estos resultados y las interpretaciones posteriores sobre el efecto frontal derecho descrito anteriormente (Hayama, Johnson y Rugg, 2008; véase Friedman y Johnson, 2000, para una revisión), sugerimos que los

privados habrían sido más eficientes al procesar los objetos nuevos, lo que también habría facilitado el procesamiento de los antiguos, probablemente debido a una mejor monitorización.

2.5.3 El efecto de privación visual a corto plazo en las oscilaciones

En relación al análisis de tiempo-frecuencia, los resultados obtenidos indican que la banda theta no resultó sensible al efecto de memoria. La ausencia de efectos en esta frecuencia resulta inesperada, ya que normalmente se asocia con procesos de memoria (Jacobs y cols., 2006; Klimesch y cols., 2000, 2001, 2006). Incluso, efectos en esta banda se habían observado con anterioridad en otro estudio de memoria háptica de reconocimiento que utilizó objetos similares y el mismo paradigma experimental (Sebastián y cols. 2011). Sin embargo, las medidas utilizadas para el cálculo del tiempo-frecuencia en ambos estudios eran diferentes. En este sentido, Sebastián y cols. (2011) calcularon *event related spectral power* (ERSP), que incluye tanto la actividad evocada (ERPs) como la inducida. En cambio, el análisis de tiempo frecuencia del presente estudio incluye únicamente la actividad inducida, por lo que nuestro cálculo estaba basado únicamente en la actividad *non-phase-locked*. El efecto de memoria encontrado en la banda theta por Sebastián y cols. (2011), se solapaba temporalmente (550–750 ms) con el efecto ERP, sugiriendo que ambas medidas podían estar representando la misma actividad asociada con la memoria episódica. Las diferencias encontradas entre nuestro estudio y el de Sebastián y cols. (2011) por lo tanto, podrían deberse a la influencia ejercida por la actividad evocada de los ERPs sobre el patrón oscilatorio en la banda theta. Alternativamente, estas diferencias podrían relacionarse con el número de repeticiones con el que había sido presentado el objeto, ya que en el presente estudio solo se realizaba una repetición, mientras que en el de Sebastián y cols. (2011) los estímulos se repetían dos veces desde su primera presentación. El aumento del número de repeticiones puede haber facilitado la recuperación de los estímulos repetidos ya que los incrementos en theta se asocian con procesos de codificación y la recuperación exitosos (Sebastián y cols., 2011). El aumento en theta sin embargo resultaba significativo entre la primera y la segunda presentación, que corresponden con el número de repeticiones del presente estudio, con lo cual esta segunda interpretación resultaría menos plausible que la primera.

En cuanto a la banda 1 de alfa bajo, se observaron diferencias entre grupos entre 250 y 500 ms. En concreto, en el grupo de privados los estímulos nuevos se asociaban a

una mayor desincronización que los antiguos, mientras que en el grupo de control los estímulos antiguos se asociaban a una mayor desincronización que los nuevos. Estas diferencias se mantenían posteriormente (500–750 ms) en el grupo de privados, pero no en el grupo control. Por otra parte, el grupo de privados mostraba mayor desincronización que el grupo control en la condición nuevo, y el grupo control presentaba una mayor desincronización que el grupo de privados en la condición antiguo.

De acuerdo con Klimesch (1999), una mayor desincronización en esta frecuencia se asocia con un incremento en los niveles de alerta fásica/*arousal*. Al estar asociado el grupo de privados con un mayor nivel de desincronización para los estímulos nuevos, es posible que durante la realización de la tarea este grupo presentase un mayor nivel de *arousal* para estos estímulos respecto al grupo control. De acuerdo con los datos de conducta y de los ERPs, estas diferencias podrían estar representando un procesamiento más elaborado en el grupo de privados. En lo que a los estímulos antiguos se refiere, la disminución de la desincronización observada en el grupo de privados podría estar expresando un decremento en el nivel de *arousal* como consecuencia de un procesamiento menos demandante. Un mayor *arousal* durante la codificación de los estímulos nuevos podría haber facilitado el sucesivo procesamiento de los estímulos repetidos, facilitando así su reconocimiento. Alternativamente, las diferencias podrían derivarse de un proceso de inhibición de las características del estímulo menos relevantes para la realización de la tarea. Esta característica de alfa, cuya actividad se asocia con una mayor aumento de sincronización, ha sido descrita en estudios de memoria de trabajo, cuando al aumentar de la demanda atencional, alfa respondía con un incremento de amplitud (Klimesch, 2012). En este caso, el grupo de privados estaría desplazando más recursos inhibitorios durante el procesamiento de los estímulos repetidos con el fin de hacer frente a un procesamiento menos eficiente para los estímulos nuevos. Sin embargo viendo también los datos de conducta y de los ERPs, la primera interpretación parece más plausible que la segunda.

Excepto un efecto de grupo en línea base donde los privados presentaban una mayor desincronización respecto al grupo control, no se halló ninguna otra diferencia significativa en la banda 2 de alfa. Este efecto podría representar un estado de mayor expectativa hacia la presentación de los estímulos en el grupo de privados (Klimesch y cols., 1998a; Klimesch, 1999).

En las bandas de alfa alto, en cambio, el efecto de memoria resultó significativo en ambos grupos. En estas frecuencias se observaron diferencias significativas entre objetos nuevos y repetidos en la ventana de 1250 a 1500 ms. Estos resultados son similares a los encontrados por Sebastián y Ballesteros (2012) utilizando una tarea de *priming* háptico de repetición. Estos autores encontraron una mayor sincronización para los objetos repetidos frente a los objetos explorados por primera vez entre 1250 y 1750 ms. Según los autores, la modulación de alfa alto podría estar explicando el acceso/mantenimiento de la información semántica relacionada con el objeto (Sebastián y Ballesteros, 2012). Dado que una mayor desincronización de esta banda se ha relacionado con procesos de memoria semántica exitosos (Klimesch, 1999), esta interpretación también permitiría explicar resultados en tareas de reconocimiento explícito como la utilizada en nuestro estudio. En el presente estudio, el efecto de memoria observado en ambos grupos en esta frecuencia se solapaba parcialmente desde el punto de vista topográfico. Así, mientras en el grupo de privados el efecto de memoria estaba distribuido en todas las regiones de interés a excepción de la posterior derecha, el grupo control presentaba una distribución principalmente localizada en regiones centro-posteriores.

Por otra parte, el grupo de privados mostraba una mayor desincronización de esta frecuencia respecto al grupo control tanto en la línea base como en las ventanas de 1000 a 1500 ms. Respecto al efecto en la línea base, podría representar un efecto de expectativa similar al observado en la frecuencia de alfa bajo-2. En cuanto a la actividad entre 1000–1500 ms, estos resultados podrían reflejar un mejor rendimiento en el grupo de privados comparado con el grupo control (Klimesch, 1999).

En conclusión, los resultados indican que los dos grupos presentaban efectos de memoria en alfa alto reflejados por una menor desincronización para los objetos repetidos frente a los nuevos. Estas diferencias podrían interpretarse en función del acceso/mantenimiento de la información semántica para los objetos repetidos. Además, controles y privados presentaban patrones de actividad distintos en alfa bajo-1. En comparación con el grupo control, el grupo de privados presentaba una mayor desincronización para los objetos nuevos y una menor desincronización para los objetos repetidos en esta frecuencia, pudiéndose interpretar como un procesamiento más eficiente para los estímulos nuevos seguido por una mayor facilitación para los estímulos repetidos. Asimismo en este grupo se observaba un cambio general en la

actividad en alfa alto hacia el final de la época que podría representar un correlato de un buen rendimiento y de actividad en línea base en alfa alto y alfa bajo-2 que podría guardar relación con procesos de atención anticipatoria o expectativa.

2.5.4. sLORETA

El último paso consistió en realizar un análisis de fuente para los factores temporales (CPT y OL) que se demostraron sensibles a los efectos de memoria en los ERPs. Los resultados de dicho análisis no mostraron diferencias significativas en relación al efecto de memoria antiguo/nuevo. No obstante en el grupo de los privados se observaba una menor activación en comparación con el grupo control en el giro occipital medio derecho (BA18) y en el lóbulo parietal inferior derecho (BA40), para los componentes CPT y OL, respectivamente.

El procesamiento de la información sensorial táctil se asocia a un incremento de actividad excitatoria procedente de áreas visuales primarias (V1) y una modulación *top-down* de carácter inhibitorio descendiente desde regiones del cortex extraestriado (V2, V3, V3A, hV4), conjuntamente con incrementos en el surco intraparietal (Merabet y cols., 2007). Por otro lado, estudios de privación a corto plazo de la visión que han empleado tareas de tipo táctil, han descrito incrementos en la excitabilidad de V1 (Pascual-Leone y Hamilton, 2001; Merabet y cols., 2008), con periodos de privación de cinco días, y supresión occipital (V3A) y parietal (IPS), con un periodo de privación de dos horas, en el grupo de privados respecto al grupo control (Weisser y cols., 2005).

Los resultados del presente estudio han encontrado diferencias entre grupos en regiones occipitales y entre áreas parietales adyacentes al IPS, siguiendo además la misma dirección de los efectos descritos en el estudio de Weisser y cols. (2005).

La menor activación hallada en el lóbulo occipital medio derecho en el grupo de privados, podría estar reflejando la activación de un filtro atencional (Merabet y cols, 2007) dependiente de una modulación del IPS (Merabet y cols, 2007). En el presente experimento, el mayor decremento de actividad para el componente CPT observado en el grupo de privados podría estar indicando una aumentada demanda atencional en este grupo. Tales discrepancias podrían atender a distintas estrategias de codificación del estímulo en los dos grupos, durante la primera fase de exploración táctil, antes de emitir una respuesta.

En la topografía del lóbulo parietal, por otro lado, el área 40 se halla en el lóbulo parietal inferior, una región cerebral situada posteriormente respecto al IPS e involucrada en una amplia serie de procesos cognitivos de alto nivel entre los cuales se encuentran la atención (Corbetta y cols., 2008) y la memoria (Deschamps y cols., 2014). Junto con el área 39, además, esta región pertenece a un sistema que responde cuando existe la intención de ejecutar un movimiento (Desmurget y cols., 2009). En el contexto del sistema dorso-ventral fronto-parietal atencional descrito por Corbetta y cols. (2002), tanto el lóbulo parietal superior como el inferior han sido relacionados con la re-orientación atencional hacia un estímulo inesperado (Corbetta y cols., 2008). Además el giro supramarginal pertenece a una región límite entre el lóbulo parietal y el lóbulo temporal llamada *temporo-parietal junction (TPJ)*. Esta región, lateralizada hacia el hemisferio derecho, presenta una menor activación cuando el sujeto necesita mantener su atención focalizada hacia la tarea que está ejecutando. Este mecanismo ha sido interpretado como un filtro hacia los estímulos distractores en entrada (Corbetta y cols., 2008) y se asocia con una mejora del rendimiento conductual (Corbetta y cols., 2008). Es posible que la menor activación presente en el grupo de privados dependa de un mayor despliegue de este filtro atencional, guardando probablemente relación con los procesos de monitorización observados en los ERPs en este factor temporal.

Cabe destacar por último que el área 40 pertenece a un complejo de regiones cuya función ha sido relacionada con procesos de recuperación en memoria (véase Vilberg y Rugg, 2008 y Rugg y Henson, 2003 para una revisión). Sin embargo el efecto de grupo no interactuaba con el de memoria, por tanto no podemos relacionar las diferencias encontradas entre participantes privados y controles con las halladas en relación a los efectos de memoria en los ERPs y en la conducta.

Si bien estos efectos son independientes de los efectos de memoria encontrados en los ERPs, ellos demuestran que el periodo de privación usado ha sido suficiente para generar cambios plásticos a corto plazo.

2.6 Conclusión

En general, nuestros datos muestran diferencias entre el grupo de privados de la visión y el grupo control tanto en conducta como en sus correlatos cerebrales. Estudios previos de tacto que han utilizado paradigmas de privación visual a corto plazo de duración similar a los empleados en este experimento, han encontrado resultados

contradictorios en conducta. Los que han encontrado un efecto, lo han relacionado con cambios en los procesos perceptivos. Sin embargo ninguno estudio se ha interesado por las tareas de memoria. Los resultados del presente trabajo sugieren que en tareas de memoria explícita el efecto de privación visual a corto plazo ejercería su influencia a través de modulaciones de tipo atencional, aunque tampoco puede descartarse la influencia de fenómenos de naturaleza perceptiva.

Las diferencias encontradas en conducta durante la exploración háptica de los objetos nuevos pueden relacionarse con las encontradas en alfa bajo-1. La mayor desincronización para los objetos nuevos hallada en el grupo de privados podría interpretarse como un aumento en nivel de *arousal*. Esto habría tenido como consecuencia un incremento en el procesamiento de estos objetos, acelerando su reconocimiento.

De manera similar, las diferencias observadas en los ERP a partir de 1000 ms pueden estar reflejando un procesamiento más eficiente de los objetos nuevos en el grupo de privados, lo que habría llevado al mantenimiento más prolongado del efecto de memoria debido a una monitorización más activa de la información recuperada.

CAPÍTULO 3

EFFECTOS DE LA PRIVACIÓN VISUAL A CORTO PLAZO SOBRE LOS CORRELATOS NEURALES Y CONDUCTUALES DEL PRIMING HÁPTICO

3.1 Introducción

La privación visual a largo plazo implica cambios estructurales y funcionales en el cerebro humano (Lazzouni y Lepore 2014; Noppeney, 2007), como por ejemplo los relacionados con la capacidad del córtex occipital de las personas invidentes para procesar estímulos sensoriales no visuales (Kupers y Ptito, 2014). No obstante, también pueden observarse cambios similares tras periodos de privación visual a corto plazo (Pascual-Leone y Hamilton, 2001; Merabet y cols., 2008; Weisser y cols., 2005). Por ejemplo, el córtex occipital comienza a procesar *inputs* táctiles y auditivos tras cinco días de privación visual (Pascual-Leone y Hamilton, 2001). Además, bastan dos horas para inducir cambios neurales durante el procesamiento táctil de formas bidimensionales (Weisser y cols., 2005) y entre 45 y 60 min para registrar aumentos en la excitabilidad del córtex occipital (Boroojerdi y cols., 2000; Fierro y cols., 2005). Una posible explicación a la aparición de estos efectos a corto plazo es la ofrecida por la hipótesis del cerebro *metamodal* (Pascual-Leone y Hamilton, 2001), que postula la existencia de conexiones latentes entre distintas áreas sensoriales.

Estos fenómenos de plasticidad cerebral a corto plazo pueden implicar cambios conductuales (Facchini y Aglioti, 2003, Weisser y cols., 2005; Lewald, 2007), como un aumento de la sensibilidad táctil (Facchini y Aglioti, 2003) o una mayor precisión a la hora de discriminar formas (Weisser y cols., 2005). Estos efectos sugieren que periodos relativamente breves de privación visual son suficientes para influenciar el procesamiento normal de estímulos táctiles tanto a nivel fisiológico como conductual, a pesar de que estos cambios conductuales no siempre se han encontrado (Wong y cols., 2011b; Crabtree, Norman, 2014).

Por un lado, existen evidencia de que la privación visual a largo plazo influye sobre la retención y la recuperación de información procesada en la modalidad táctil (Davidson y cols., 1974; D'angiulli y Waraich, 2002). Por otro lado, se han encontrado efectos de memoria tras periodos cortos de privación en estudios con animales (Boroojerdi y cols., 2000). Sin embargo, no existe investigación previa en humanos al respecto de los efectos de la privación visual a corto plazo sobre la memoria.

El *priming* de repetición es uno de los tipos de memoria que se ha investigado en la modalidad háptica (Ballesteros, Reales y Manga, 1999; Craddock y Lawson, 2008). En los estudios con este paradigma se ha encontrado que la presentación de estímulos

repetidos induce la aparición de efectos de facilitación relacionados con la reducción de los tiempos de reacción y/o el aumento de la precisión en las respuestas. De manera similar a lo que ocurre en las modalidades visual (Cooper y cols., 2002) y auditiva (Schacter y Church, 1992; 1995), estos efectos aparecen igualmente sin necesidad de que hay un procesamiento explícito del material repetido.

El análisis de la actividad EEG es una de las técnicas utilizadas habitualmente para estudiar los correlatos neurales de estos efectos de facilitación. En los estudios que han utilizado tanto imágenes (e.g., Friedman y Cycowicz, 2006; Groh-Bordin y cols., 2005; Penney y cols., 2000) como material verbal visual (Rugg, 1998) o auditivo (Harris y cols., 2013), la actividad ERP asociada al efecto conductual de repetición generalmente implica la aparición de mayor positividad para los estímulos repetidos en comparación con los nuevos. Esta diferencia define lo que se conoce como efecto ERP de repetición (*ERP repetition effect*). De manera similar a lo que ocurre a nivel conductual, este efecto de repetición se ha relacionado con procesos que no requieren el acceso explícito a la información (e.g., Rugg y cols., 1998a). Así, Rugg y cols. (1998a) describieron un incremento en la amplitud de un componente distribuido en regiones parietales en el intervalo temporal comprendido entre los 300 y los 500 ms para las palabras repetidas, con independencia de la profundidad de codificación o de su nivel de precisión. Por otra parte, se ha encontrado que el efecto ERP de repetición se registra entre 300 y 700 ms cuando se utilizan dibujos de objetos como estímulos (Friedman y Cycowicz, 2006; Groh-Bordin y cols., 2005; Penney y cols., 2000). Además, cuando se emplean paradigmas de presentación continua (e.g., Lawson y cols., 2007; Penney y cols., 2001; Rugg y cols., 1995) en lugar de tareas de tipo estudio-test, suele encontrarse otro componente de latencia más tardía que consiste en una reducción de la amplitud para los estímulos repetidos. En visión, este efecto se ha observado entre 300 y 600 ms en regiones posteriores y se ha relacionado con la disponibilidad de la representación de un nuevo estímulo en la memoria (Penney y cols., 2001). En la modalidad háptica, estos efectos se han observado entre 500 y 900 ms (aumento de positividad) y entre 1200 y 1500 ms (decremento de positividad), relacionándose respectivamente con los procesos de facilitación asociados al *priming* y el acceso explícito a la información relacionada con el estímulo (Sebastián y Ballesteros, 2012). A diferencia de lo que ocurría en la modalidad visual, ambos efectos se distribuían por todo el cuero cabelludo.

Por otra parte, las oscilaciones evento-relacionadas (EROs) son una medida complementaria a los ERPs que también permite estudiar la actividad neural asociada a los procesos de memoria (e.g., Klimesch, 1999). En la modalidad háptica se han observado efectos de memoria en las frecuencias de theta y alfa utilizando tareas de reconocimiento explícito (Sebastián, Reales y Ballesteros 2011). También se han descrito efectos de memoria relacionados con el *priming* de repetición en las bandas alfa alto y beta bajo (Sebastián y Ballesteros, 2012). En este sentido, con un paradigma de presentación continua se encontró una mayor amplitud para los estímulos repetidos entre 1250 y 1750 ms en ambas bandas de frecuencia. Según los autores, la modulación de alfa alto estaría relacionada con el acceso/mantenimiento de la información semántica relativa al objeto, mientras que el efecto en beta bajo proporcionaría un índice de la ejecución motora.

Por último, los estudios de fMRI que han investigado los correlatos neurales del *priming* sugieren que una reducción (*repetition suppression*) o un aumento de actividad (*repetition enhancement*) tras la presentación de los estímulos repetidos constituyen los mecanismos fisiológicos que subyacen al efecto conductual de facilitación (Segaert y cols., 2013; Tartaglia, Mongillo y Brunel 2015, para una revisión). Usando objetos familiares, por ejemplo, se ha observado que la presentación de los estímulos repetidos en la modalidad visual implicaría una reducción de actividad en áreas temporales, occipitales y frontales (Ballesteros y cols., 2013).

En resumen, es posible que los estados de privación visual a corto plazo impliquen cambios a nivel neural y conductual que afecten al rendimiento en tareas de memoria. Por tanto, el objetivo de este estudio consiste en examinar los correlatos neurales y conductuales de los efectos de la privación visual a corto plazo sobre del *priming* háptico. Para ello se utilizará una tarea indirecta de memoria en la que distintos objetos familiares se presentarán al tacto mediante un paradigma de presentación continua a un grupo de participantes privados y a otro de no privados. Considerando los resultados encontrados en estudios previos, esperamos observar mayor precisión de respuesta y menores tiempos de reacción en el grupo de privados como consecuencia de un acceso más rápido y eficiente a la representación de los objetos. En el caso de los ERPs, se espera observar el efecto de aumento de positividad (en torno a los 500–900 ms) seguido por el efecto de reducción de positividad (alrededor de los 1200–1500 ms). Las diferencias de voltaje para ambos componentes deberían ser mayores en el grupo de

privados (reflejando un mayor efecto de memoria). Además, esperamos observar una reducción de actividad para los estímulos repetidos respecto a los nuevos en las áreas mencionadas anteriormente (Ballesteros y cols., 2013) y que estas diferencias sean aún mayores en el grupo de privados. En cuanto a las oscilaciones evento-relacionadas esperamos encontrar una sincronización de la banda theta (Sebastián y cols., 2011) y una desincronización de las bandas alfa alto y beta bajo, todas ellas relacionadas con el efecto de memoria (Sebastián y cols., 2012). En estas frecuencias, el grupo de privados debería presentar una mayor sincronización en theta y una mayor desincronización en alfa alto y beta bajo en consonancia con un mejor rendimiento conductual.

3.2 Método

3.2.1 Participantes

En el presente estudio se reclutaron treinta y dos voluntarios diestros ($M = 22.2$; $DT = 3.5$; rango = 18–31) sin historial de trastornos médicos o psiquiátricos previos, que se asignaron aleatoriamente al grupo experimental (privados de visión) y al grupo control (no privados). El grupo de privados estaba compuesto por 9 mujeres y 7 hombres cuyo promedio de edad era de 22.7 años ($DT = 3.1$; rango = 19–31). El grupo control se componía de 8 mujeres y 8 hombres, con una edad media de 21.6 años ($DT = 3.9$; rango = 18–31). Todos firmaron un consentimiento informado antes de empezar el experimento, que se realizó de acuerdo a las recomendaciones recogidas en la Declaración de Helsinki (2013).

3.2.2 Materiales y estímulos

Para realizar la tarea de detección de simetría se utilizaron exactamente los mismos materiales (sensor de presión, pedales de respuesta, etc.) y conjunto de objetos empleados en el anterior experimento (véase apartado 2.2.2 del capítulo 2).

La plataforma en la que se realizó la tarea incluía una pantalla conectada al ordenador de presentación y dos altavoces situados detrás de ella. Un sensor de presión conectado a los ordenadores de presentación y registro se situó en el centro de la plataforma, entre la pantalla y el sujeto. El sensor de presión enviaba *triggers* al ordenador de registro mientras los participantes tocaban el objeto para registrar el comienzo de la fase exploración. Las respuestas se recogían a través de dos pedales colocados bajo la plataforma, que a su vez estaban conectados con los ordenadores de

presentación y registro (véase Figura 2.1). La asignación de respuesta para cada pedal se contrabalanceó entre sujetos y grupos.

3.2.3 Procedimiento de privación visual

El procedimiento empleado para privar de la visión a los participantes fue idéntico al descrito en el anterior capítulo (véase apartado 2.2.3 y figura 2.2). Por tanto, los participantes del grupo experimental se mantuvieron en situación de absoluta privación visual durante las 2 horas previas al comienzo de la tarea experimental.

3.2.4 Procedimiento de presentación de estímulos

La tarea experimental consistía en la realización de una prueba de detección de simetría en la que objetos simétricos y asimétricos se presentaban a los participantes en dos ocasiones cada uno mediante un paradigma de presentación continua (Sebastián y Ballesteros, 2012). Los objetos se dividían aleatoriamente en dos bloques de 36 estímulos cada uno y se presentaban dos veces, una vez como objetos nuevos (primera presentación) y otra como antiguos (segunda presentación). Además, en cada bloque se utilizaron 12 *fillers* que nunca se repetían y eran siempre los mismos para todos los participantes. Los objetos se presentaban de forma pseudoaleatoria en cuatro secuencias fijas, en cada una de las cuales nunca podían presentarse dos objetos repetidos a una misma distancia (véase descripción en el apartado 2.2.4). En total, el experimento constaba de 168 ensayos.

El procedimiento y la estructura de cada ensayo fueron idénticos a los descritos en el capítulo anterior (véase apartado 2.2.4), variando únicamente el propósito de la tarea. Una vez colocado el objeto sobre el sensor, cada ensayo comenzaba con una señal acústica de un segundo de duración que indicaba a los participantes cuándo debían comenzar a explorar el objeto. Seguidamente, los participantes tocaban el objeto con ambas manos y decidían si se trataba de un objeto simétrico o asimétrico, presionando respectivamente uno u otro pedal. Los objetos se consideraron simétricos cuando sus dos mitades eran idénticas en relación al eje corporal del participante (Figura 3.1a) y asimétricos cuando no lo eran (Figura 3.1b). Los participantes debían responder lo antes posible pero siempre tratando de acertar. No se estableció un tiempo límite para la exploración de los objetos y cada objeto se presentaba siempre en la misma orientación.

El experimento se programó con el software E-Prime (Psychology Software Tools, Pittsburg, USA).

Tras completar la tarea experimental, a los participantes se les retiraba el vendaje de los ojos para que pudiesen realizar una prueba de recuerdo libre de cinco minutos de duración. Esta prueba consistía en anotar en una hoja de papel todos los objetos que recordaban haber tocado (excepto los utilizados en los ensayos de práctica). Posteriormente realizaban una prueba de reconocimiento para averiguar cuántos objetos habían reconocido durante la tarea de detección de simetría. En este caso, se les presentaba una lista de 192 nombres de objetos familiares, incluyendo los 96 presentados durante la tarea experimental y los participantes señalaban los objetos que creían haber tocado durante la tarea de detección de simetría. Esta prueba no tenía límite de tiempo.



Figura 3.1. Ejemplo de objeto simétrico (A) y asimétrico (B)

3.2.5 Registro de EEG

Para el registro de la actividad cerebral se empleó un gorro ajustable de 64 canales (Quick-Cap, Neuroscan, Inc., USA) con electrodos de plata-cloruro de plata Ag/ClAg de tamaño pequeño (50–53 cm). Los electrodos estaban distribuidos a lo largo del cuero cabelludo de acuerdo con el sistema internacional 10–20 (American EEG Society, 1991).

Los 60 electrodos activos fueron los siguientes: O2, O1, OZ, PZ, P4, CP4, P8, C4, TP8, T8, P7, P3, CP3, CPZ, CZ, FC4, FT8, TP7, C3, FCZ, FZ, F4, F8, T7, FT7, FC3, F3, FP2, F7, FP1, PO5, PO3, P1, POZ, P2, PO4, CP2, P6, PO6, CP6, C6, PO8,

PO7, P5, CP5, CP1, C1, C2, FC2, FC6, C5, FC1, F2, F6, FC5, F1, AF4, F5, AF3, FPZ. Como referencia se utilizó el promedio de la actividad registrada por dos electrodos situados en los huesos mastoides. El electrodo de tierra (*ground*) se situó entre FPZ y FZ. La actividad electrooculográfica se registró mediante la colocación de los electrodos bipolares verticales (VEOG) y horizontales (HEOL) a nivel supra-infraorbital y lateralmente con respecto a la comisura de los ojos. La impedancia se mantuvo por debajo de 15 k Ω .

Los datos se registraron de manera continua con un amplificador *Brain Vision* y se filtraron *on-line* mediante un filtro paso banda de 0.10–100 Hz. La señal EEG fue digitalizada con una tasa de muestreo a 1000 Hz. Como en el experimento precedente, antes de comenzar el registro se pedía a los participantes que evitasen realizar movimientos musculares bruscos, cambios de postura, y movimientos laterales de los ojos.

3.3 Análisis de datos

Los datos se analizaron con el programa estadístico IBM SPSS versión 20 (International Business Machines Corp., Armonk, New York, USA). Se aplicó la corrección de ϵ de Greenhouse-Geisser (1959) para los grados de libertad a las medidas intra-sujetos siempre que resultó pertinente. Los contrastes *post hoc* se realizaron mediante comparaciones por pares corregidas con el procedimiento de ajuste de Bonferroni, cuyo nivel de significación fue fijado en $\alpha = 0.05$. Siguiendo las instrucciones de Picton y cols. (2000), se presentan los grados de libertad no corregidos, los valores de ϵ y los valores p corregidos.

3.3.1 Datos Conductuales

Los tiempos de reacción y los errores se analizaron con un diseño factorial mixto que incluía un factor intra-sujetos de dos niveles (PRESENTACIÓN: primera, segunda) y otro factor entre-sujetos de dos niveles (GRUPO: privados, controles). Los datos del test de recuerdo libre y la prueba de reconocimiento verbal, se analizaron con un diseño factorial simple con la variable GRUPO de dos niveles (privados, controles) como único factor.

3.3.1.1 Tiempos de Exploración

El análisis de los tiempos de exploración se llevó a cabo mediante un análisis de varianza (ANOVA) de medidas repetidas. Los tiempos de reacción inferiores a 150 ms ($n = 10$) se excluyeron del análisis. Además, las puntuaciones fuera del rango de 3 desviaciones inter-cuartil ($n = 56$) se consideraron valores extremos y tampoco se incluyeron en el análisis, resultando un total de 3827 ensayos válidos. La Tabla 3.1 muestra el número de ensayos por condición utilizados en el análisis.

3.3.1.2 Precisión

Tras excluir los ensayos inválidos debidos a errores técnicos y tiempos de reacción inferiores a los 150 ms, el porcentaje de los errores por cada grupo y condición se sometió a un análisis de varianza (ANOVA) de medidas repetidas.

3.3.1.3 Tareas verbales de Recuerdo y Reconocimiento

Los resultados de la pruebas verbales se analizaron mediante un ANOVA univariado.

3.3.2 Datos EEG

Para el procesamiento *off-line* de la señal se utilizó el mismo software (Delorme y Makeig, 2004; López-Calderón y Luck, 2014; Morup y cols., 2007) y se siguió el mismo procedimiento que en el estudio previo. Tras la eliminación de los ensayos inválidos (véase apartado 2.3.2), se realizó una inspección visual del continuo para eliminar periodos de actividad contaminados por artefactos, siguiendo el mismo criterio descrito en el capítulo anterior. La tasa de muestreo se redujo a 500 Hz y se aplicó un filtro digital FIR (0.1–30 Hz; 12 dB/oct. *Roll-off*). Los canales saturados o que presentaban ruido de alta frecuencia ($<10\%$) se interpolaron ($M = .71$; $DT = 1.27$) según el método Spline, fijando como límite un 10% del conjunto total de canales. El promedio de canales interpolados fue de .63 ($DT = 1.30$) en el grupo de privados y .79 ($DT = 1.28$) en el grupo control. Finalmente los datos se sometieron a un análisis de componentes independientes (Makeig y cols., 1997) para eliminar el ruido de alta frecuencia así como la actividad asociada a los parpadeos, los movimientos musculares y la actividad cardíaca (Jung y cols., 2000a).

Antes de eliminar los componentes independientes, el continuo se segmentó en épocas de -1000 a 2000 ms que se ajustaron a la línea base pre-estímulo (-1000 a 0 ms). Los componentes que presentaban artefactos se eliminaron tras la inspección visual de los mapas de distribución de amplitudes (*scalp maps*), de la potencia del espectro (*power spectra*), de la imagen ERP (*ERP-image plot*) y del gráfico de los componentes (*components scroll*) (Jung y cols., 2000a; 2000b). El porcentaje de componentes preservados tras este procedimiento fue de 68.1 % ($M = 40.9$; $DT = 9.3$) en el grupo de privados y de 67.6 % ($M = 40.6$; $DT = 8.7$) en el grupo de controles.

El proceso de eliminación de artefactos concluyó con una última inspección visual de los datos para eliminar las épocas contaminadas. Tras este proceso se mantuvo un promedio de 54.4 (rango = 42–63) ensayos nuevos y 55.2 (rango = 48–63) antiguos en el grupo de privados y de 52.7 (rango = 42–61) ensayos nuevos y 52.4 (rango = 39–64) ensayos antiguos en el grupo de controles. La Tabla 3.1 muestra el número de ensayos por condición preservados tras el análisis.

Tabla 3.1

	Privados				Controles			
	Antiguo		Nuevo		Antiguo		Nuevo	
	<i>M(SD)</i>	rango	<i>M(DT)</i>	rango	<i>M(SD)</i>	rango	<i>M(DT)</i>	rango
E.C.	60.7 (3)	55–66	59.8 (3.2)	52–65	59.2 (6)	43–67	59.5 (6.8)	45–67
E.EEG	55.2 (4.5)	48–63	54.4 (5.2)	42–63	52.4 (6.2)	39–64	52.7 (6.1)	42–61

E.C.= ensayos de conducta, E.EEG= ensayos de EEG. Se muestran media (desviación típica) y rango de ensayos. Los ensayos iniciales eran 72.

3.3.2.1 Análisis de los ERPs

Los ERPs se analizaron con un diseño factorial mixto con un factor intra-sujetos de dos niveles (PRESENTACIÓN: primera, segunda) y otro entre-sujetos (GRUPO: privados, controles).

Los valores de amplitud se sometieron a un Análisis de Componentes Principales temporal (ACPt) seguido de un Análisis de Componentes Principales espacial (ACPe), con el objetivo de identificar los componentes relacionados con la tarea de memoria.

La matriz de covarianza estaba compuesta por 3840 filas [16 sujetos x 4 condiciones (2 para cada grupo) x 60 electrodos] y 1500 puntos temporales, incluyendo por tanto un total de 5760000 valores. Se utilizó el sistema de rotación Promax (Dien, 2010), rotando los factores con un máximo de 100 iteraciones por convergencia. El número de componentes a retener se decidió tras realizar una inspección visual del gráfico de sedimentación (Carretié, 2001). Concretamente, se extrajeron seis factores temporales. Uno de ellos aparecía al comienzo de la línea base y por tanto no se incluyó en el análisis. Los restantes cinco componentes se asociaron al potencial de preparación motor (PPM) con un pico máximo a -108 ms (ventana de -360–630), al componente P300 con un pico máximo a 292 ms (ventana de -30–800), al componente positivo tardío (CPT) con un pico máximo a 822 ms (ventana de 90–1800), al componente P1330 con un pico máximo a 1330 ms (ventana de 952–1726) y con el componente relacionado con la onda lenta (OL) con un pico máximo a 1930 ms (ventana de 600–2000). La figura 3.2 muestra el gráfico de cargas con los factores temporales extraídos.

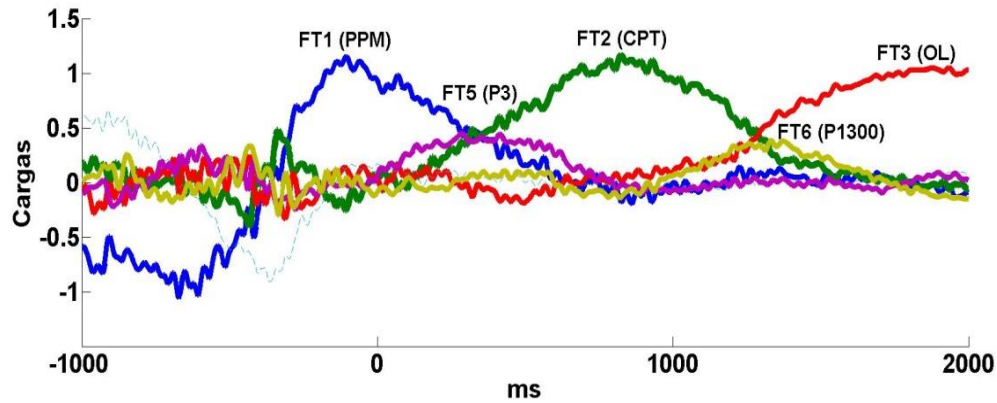


Figura 3.2. ACPT: Cargas de los factores tras la rotación Promax. PPM, potencial de preparación motora; CPT, componente positivo tardío; P300, positividad a 300 ms; P1300, positividad a 1300 ms; OL, onda lenta.

Posteriormente se calculó el ACPE con el fin de aislar las puntuaciones de factor que tienden a covariar a nivel de regiones espaciales. Para la extracción de los factores espaciales se admitieron al análisis los factores que explicaban al menos un 1% de varianza (Carretié, 2001). Siguiendo este criterio se identificaron dos factores espaciales para el PPM (asociados respectivamente a una región anterior y otra posterior respectivamente), dos factores espaciales para el P300 (asociados a una región anterior y otra posterior respectivamente), tres factores espaciales para el CPT (asociados respectivamente a una región anterior, una región central y otra posterior), tres factores espaciales para el P1330 (asociados respectivamente a una región anterior, otra antero-central y otra centro-posterior) y tres factores espaciales para el componente OL (asociados respectivamente a una región antero-central, una central y otra posterior respectivamente).

Por último, se analizó el *Global Field Power* (MGFP, Lehmann y Skrandies, 1980) colapsando todas las condiciones experimentales para ambos grupos (Figura 3.3). Este análisis reveló una amplitud máxima a 170 ms, en un potencial cuya duración se extendía hasta 500 ms, de modo que se seleccionaron 4 ventanas consecutivas de 100 ms cada una (100–200, 200–300, 300–400, 400–500 ms) donde los ERPs del factor principal Presentación (diferencia entre segunda y primera presentación de los objetos) se analizaron con un *mass univariate* ($\alpha < 0.05$). Fueron consideradas significativas todas las diferencias que se mantenían durante 20 ms como mínimo.

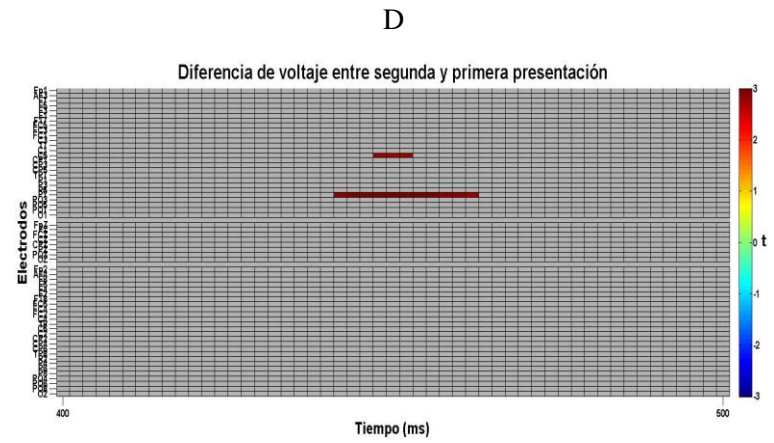
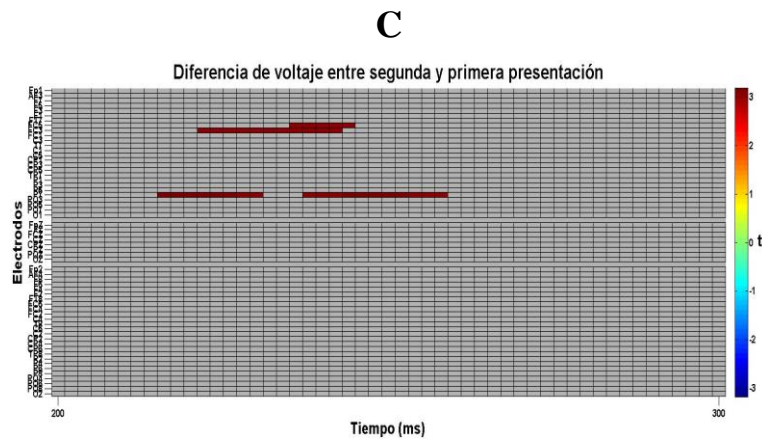
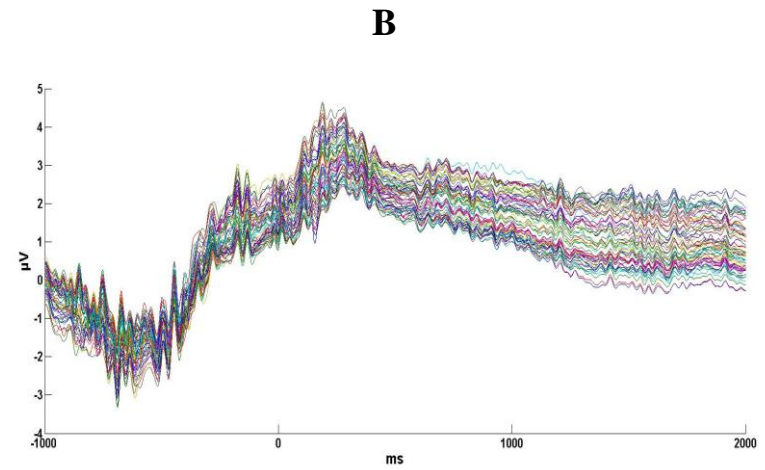
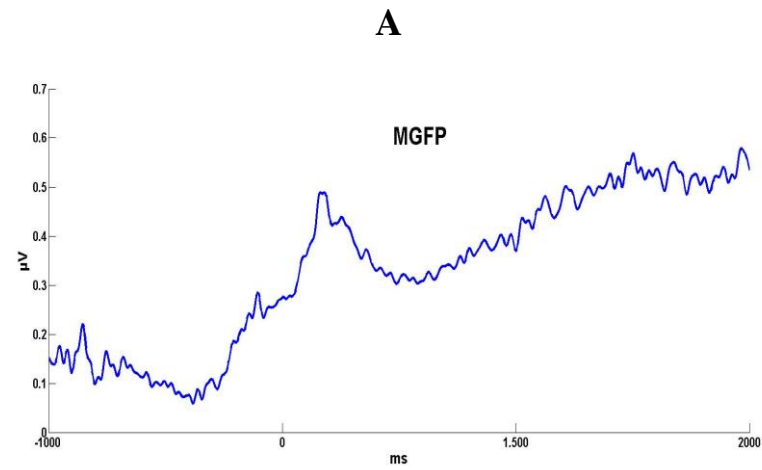


Figura 3.3. MGFP se refiere al promedio del *Global Field Power* (A). Representación del promedio de las condiciones colapsadas en todos los participantes, gráfico *Butterfly* (B). Resultados del *mass univariate* en las ventanas de 200–300 (C) y 400–500 (D) ms. Ms: milisegundos; μV : microvoltios.

3.3.2.2 Análisis de tiempo-frecuencia

Para el análisis de tiempo-frecuencia los electrodos registrados fueron agrupados en las siguientes regiones de interés (ROIs): Anterior izquierda (AI) [F5, F3, F1, FC5, FC3, FC1], Anterior derecha (AD) [F2, F4, F6, FC2, FC4, FC6], Central izquierda (CI) [C5, C3, C1, CP5, CP3, CP1], Central derecha (CD) [C2, C4, C6, CP2, CP4, CP6], Posterior izquierda (PI) [P5, P3, P1, PO5, PO3, O1], Posterior derecha (PD) [P2, P4, P6, PO4, PO6, O2].

Los datos de tiempo-frecuencia se analizaron con un diseño factorial mixto de dos factores intra-sujetos, uno con dos niveles (PRESENTACIÓN: primera, segunda) y otro con seis niveles (ROI: AI, AD, CI, CD, PI, PD) y un factor entre-sujetos de dos niveles (GRUPO: privados, controles). Este análisis se llevó a cabo mediante un análisis de la covarianza (ANCOVA) de medidas repetidas en el que la potencia máxima individual de la banda alfa (FAI) se introdujo como covariable (ver más abajo).

La actividad inducida se calculó de forma similar a la descrita en el capítulo anterior. Por tanto, se realizó una transformación de la señal en tiempo-frecuencia con el método de las ondículas complejas Morlet. Esta transformación se aplicó sobre una época de -1000 a 2000 ms previamente procesada con una resolución de 2 ms por cada punto temporal, resultando por tanto en 1500 puntos temporales. Las ondículas utilizadas presentaban una frecuencia central = 1 y un ancho de banda = 1 (Herrmann et al., 1999; Sebastián y Ballesteros, 2012). De esta manera se obtuvo un ancho de 6.28 frecuencias, para un total de 3435 épocas (1681 grupo control, 1754 grupo de privados). La actividad post-estímulo se normalizó respecto al periodo de línea base entre -500 y -250 ms para eliminar posibles artefactos generados en los bordes de las épocas durante el proceso de descomposición (Cohen, 2014).

A continuación se calculó el pico de la amplitud de alfa (FAI) para todos los participantes (Klimesch y cols. 1998b) y se determinaron los límites superiores e inferiores de cada sub-banda de alfa y de la banda theta, siguiendo la regla del 20% del valor de FAI (Doppelmayr y cols., 1998). Además se calculó beta bajo, definida como la actividad presente entre el límite superior de alfa alto y 21Hz. El promedio de las FAI de todos los participantes resultó en las siguientes bandas: theta (3.6–5.5 Hz), alfa bajo-1 (5.5–7.3 Hz), alfa bajo-2 (7.3–9.1 Hz), alfa alto (9.1–10.9 Hz) y beta bajo (10.9–21

Hz) para el grupo de privados y theta (3.9–5.8 Hz), alfa bajo-1 (5.8–7.7 Hz), alfa bajo-2 (7.7–9.7 Hz), alfa alto (9.7–11.6 Hz) y beta bajo (11.6–21 Hz) para el grupo control.

3.3.3 sLORETA

El algoritmo sLORETA se aplicó sobre el montaje de 60 canales, calculándose las densidades de corriente para los componentes seleccionados en cada participante y condición experimental. Las comparaciones estadísticas se realizaron mediante tests de aleatorización de los *voxels* (5000 permutaciones) implementados por el propio programa.

3.4 Resultados

3.4.1 Datos conductuales

3.4.1.1 Tiempos de exploración

El efecto principal de Presentación fue significativo [$F(1,30) = 67.694$; $p < .001$; $\eta^2_p = .693$; $MSe = 1.000$]. El estadístico indicó que los tiempos de exploración para los objetos nuevos ($M = 3813.7$ ms, $DT = 1886.4$) fueron mayores que los tiempos de exploración para los objetos repetidos ($M = 2643.9$ ms, $DT = 1549.7$). Ambos grupos contestaban más rápidamente en presencia de los estímulos repetidos (con una diferencia de medias = 1169.84, 95% IC [879.46, 1460.12]). Por otra parte, el efecto principal de Grupo también resultó significativo [$F(1,30) = 6.540$; $p = .016$; $\eta^2_p = .179$; $MSe = .697$]. El grupo experimental ($M = 2529.81$, $DT = 1282.5$) contestaba de forma más rápida que el grupo control ($M = 3927.8$, $DT = 2003.2$). La figura 3.4 muestra las diferencias entre los dos grupos. Sin embargo, la interacción Presentación x Grupo no fue significativa [$F(1,30) = 1.041$; $p = .316$; $\eta^2_p = .034$; $MSe = .167$].

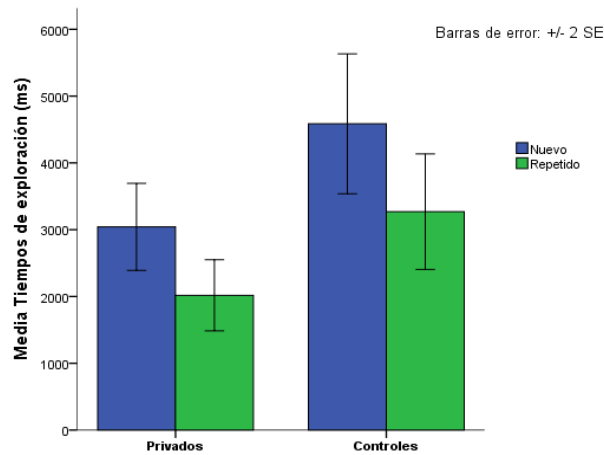


Figura 3.4. Promedio de los tiempos de exploración para el grupo de privados y controles en función del número de presentaciones de los objetos: primera (nuevo), repetida (antiguo). Barras de error: ± 2 SE (error estándar).

3.4.1.2 Precisión

El porcentaje medio de errores fue de 6.23% ($n = 65$; rango = 0–8) en la condición nuevo y 4.71% ($n = 49$; rango = 0–8) en la condición antiguo para el grupo de privados y de 5.95% ($n = 60$; rango = 1–9) en la condición nuevo y 4.73% ($n = 48$; rango = 0–6) en la condición antiguo para el grupo control. El efecto principal de Presentación fue significativo [$F(1,30) = 6.011$; $p = .020$; $\eta^2_p = .167$; $MSe = .660$]. El número de errores fue mayor para los objetos nuevos ($M = 6.1$, $DT = 3.2$) que para los repetidos ($M = 4.7$, $DT = 2.8$). Ambos grupos cometían más errores en presencia de los estímulos nuevos en comparación con los repetidos (con una diferencia de medias = 1.368, 95%, IC [.228, 2.507]). En cambio, no fueron significativos ni el efecto principal de Grupo [$F(1,30) = 0.21$; $p = .886$; $\eta^2_p = .001$; $MSe = .052$] ni la interacción Presentación x Grupo [$F(1,30) = .074$; $p = .788$; $\eta^2_p = .002$; $MSe = .058$].

3.4.1.3 Test de recuerdo libre

El porcentaje medio de palabras recordadas sobre el número de ensayos iniciales ($N = 72$) fue del 25.9% (rango = 12–28) para el grupo de privados y del 26.5% (rango = 15–29) para el grupo control (ver Tabla 3.2). El ANOVA univariado no mostró diferencias entre grupos [$F(1,30) = .084$; $p = .774$; $\eta^2_p = .003$; $MSe = .059$], reflejando un rendimiento similar.

3.4.1.4 Test de reconocimiento verbal

Sobre el total de ensayos iniciales ($N = 72$), el grupo de privados reconoció un 78.7% (rango = 44–68) de las palabras, mientras que el grupo control identificó un 82.9% (rango = 52–67; ver Tabla 3.2). Sin embargo, no se observaron diferencias significativas [$F(1,30) = 2.366$; $p = .134$; $\eta^2_p = .073$; $MSe = .319$].

Tabla 3.2

	Privados		Controles	
	<i>M</i>	<i>DT</i>	<i>M</i>	<i>DT</i>
Test de Recuerdo libre	25.87	(6.43)	28.48	(5.35)
Test de Reconocimiento Verbal	78.73	(8.84)	82.90	(6.27)

Media (Desviación típica) del porcentaje de respuestas correctas

3.4.2 Datos EEG

3.4.2.1 ERPs

Las puntuaciones de factor de los componentes espaciales correspondientes al PPM, P300, CPT, P1300 y OL se sometieron a un ANOVA de medidas repetidas. La tabla 3.3 resume los resultados del análisis.

Componente PPM:

En el factor espacial posterior, el efecto principal de Presentación no fue significativo [$F(1,30) = 1.967$; $p = .171$; $\eta^2_p = .062$; $MSe = .274$], así como tampoco lo fueron ni el efecto principal de Grupo [$F(1,30) = .007$; $p = .933$; $\eta^2_p = .000$; $MSe = .051$] ni la interacción Presentación x Grupo [$F(1,30) = .307$; $p = .583$; $\eta^2_p = .010$; $MSe = .084$].

En cuanto al factor espacial anterior, no resultaron significativos ni el efecto de Presentación [$F(1,30) = 1.443$; $p = .239$; $\eta^2_p = .046$; $MSe = .214$], ni el de Grupo [$F(1,30) = .034$; $p = .856$; $\eta^2_p = .001$; $MSe = .054$], ni la interacción Presentación x Grupo [$F(1,30) = 2.612$; $p = .117$; $\eta^2_p = .080$; $MSe = .346$].

Componente P300:

En el factor espacial posterior, el efecto principal de Presentación fue significativo [$F(1,30) = 5.360$; $p = .028$; $\eta^2_p = .152$; $MSe = .611$]. La amplitud promedio fue menor para los objetos nuevos ($M = -.22$, $DT = .97$) que para los repetidos ($M = .22$; $DT = .99$). La positividad era mayor en presencia de estímulos repetidos, con una diferencia de medias de $-.438$ (95% IC $[-.824, -.052]$), ver figura 3.5a. Por otra parte, el efecto principal de Grupo también resultó significativo [$F(1,30) = 4.194$; $p = .049$; $\eta^2_p = .123$; $MSe = .509$]. El grupo experimental ($M = -.29$) mostraba una amplitud menor comparado con el grupo control ($M = .29$), con una diferencia de medias de $-.572$, (95%, IC $[-1.143, -.002]$). No obstante, la interacción Presentación x Grupo no fue significativa [$F(1,30) = .103$; $p = .751$; $\eta^2_p = .003$; $MSe = .061$].

Respecto al factor espacial anterior, el efecto principal de Presentación resultó significativo [$F(1,30) = 5.969$; $p = .021$; $\eta^2_p = .166$; $MSe = .657$]. La amplitud promedio para los objetos nuevos ($M = -.21$, $DT = 1.04$) fue menor que para los repetidos ($M = .21$, $DT = .93$). Ambos grupos presentaban una mayor positividad en presencia de los estímulos repetidos (con una diferencia de medias $= -.413$, 95% IC $[-.759, -.068]$), véase figura 3.5b. El efecto principal de Grupo no alcanzó significación estadística [$F(1,30) = 1.965$; $p = .171$; $\eta^2_p = .061$; $MSe = .274$], y tampoco lo hizo la interacción Presentación x Grupo [$F(1,30) = 3.959$; $p = .056$; $\eta^2_p = .117$; $MSe = .486$].

Componente CPT:

En el factor espacial posterior, el efecto principal de Presentación no fue significativo [$F(1,30) = 3.413$; $p = .075$; $\eta^2_p = .102$; $MSe = .432$] así como tampoco lo fueron ni el efecto principal de Grupo [$F(1,30) = .045$; $p = .834$; $\eta^2_p = .001$; $MSe = .055$], ni la interacción Presentación x Grupo [$F(1,30) = .248$; $p = .622$; $\eta^2_p = .008$; $MSe = .077$].

En el factor espacial anterior, no fueron significativos ni el efecto principal de Presentación [$F(1,30) = 2.260$; $p = .143$; $\eta^2_p = .070$; $MSe = .307$] ni el efecto principal de Grupo [$F(1,30) = .034$; $p = .855$; $\eta^2_p = .001$; $MSe = .054$] ni la interacción Presentación x Grupo [$F(1,30) = .311$; $p = .581$; $\eta^2_p = .010$; $MSe = .084$].

Respecto al factor espacial central, el efecto principal de Presentación no resultó significativo [$F(1,30) = .612$; $p = .440$; $\eta^2_p = .020$; $MSe = .118$]. Tampoco alcanzaron

significación estadística el efecto principal de Grupo [$F(1,30) = .310$; $p = .582$; $\eta^2_p = .010$; $MSe = .084$] ni la interacción Presentación x Grupo [$F(1,30) = .005$; $p = .946$; $\eta^2_p = .000$; $MSe = .050$].

Componente P1330:

En cuanto al factor espacial centro-posterior, el efecto principal de Presentación no resultó significativo [$F(1,30) = 3.137$; $p = .087$; $\eta^2_p = .095$; $MSe = .403$] así como tampoco lo fueron ni el efecto principal de Grupo [$F(1,30) = .212$; $p = .649$; $\eta^2_p = .007$; $MSe = .073$] ni la interacción Presentación x Grupo [$F(1,30) = .561$; $p = .460$; $\eta^2_p = .018$; $MSe = .112$].

En el factor espacial anterior, el efecto principal de Presentación fue significativo [$F(1,30) = 4.245$; $p = .048$; $\eta^2_p = .124$; $MSe = .514$]. La amplitud promedio fue mayor para los objetos nuevos ($M = .20$, $DT = .88$) respecto a los repetidos ($M = -.20$; $DT = 1.09$). Así, la positividad era menor en presencia de estímulos repetidos (diferencia de medias = .398, 95% IC [.003, .792]). Por otra parte, el efecto principal de Grupo no alcanzó significación estadística [$F(1,30) = .125$; $p = .726$; $\eta^2_p = .004$; $MSe = .064$], como tampoco lo hizo la interacción Presentación x Grupo [$F(1,30) = .870$; $p = .359$; $\eta^2_p = .028$; $MSe = .147$]. No obstante, como el contraste de Levene reveló que la varianza del error de la condición “nuevo” no era igual para los dos grupos [$F = 5.188$; $p = .030$], el efecto principal de Presentación se analizó aplicando un contraste no paramétrico. Así, la prueba de Wilcoxon para muestras relacionadas confirmó las diferencias entre las condiciones “antiguo” y “nuevo” ($p = .004$), ver figura 3.6a.

En el factor espacial antero-central, el efecto principal de Presentación no fue significativo [$F(1,30) = 3.761$; $p = .062$; $\eta^2_p = .111$; $MSe = .467$] así como tampoco lo fueron ni el efecto principal de Grupo [$F(1,30) = .367$; $p = .549$; $\eta^2_p = .012$; $MSe = .090$] ni la interacción Presentación x Grupo [$F(1,30) = .368$; $p = .548$; $\eta^2_p = .012$; $MSe = .090$]. Puesto que el contraste de Levene indicó que la varianza del error no era igual para los dos grupos en la condición “nuevo” [$F = 4.514$; $p = .042$], en este caso también se aplicó un estadístico no paramétrico. La Prueba de Wilcoxon para muestras relacionadas reveló diferencias significativas entre las condiciones “antiguo” y “nuevo” [$p = .029$]. La amplitud promedio fue mayor para los objetos nuevos ($M = .20$, $DT = 1.11$) respecto a los repetidos ($M = -.20$ $DT = .85$), véase figura 3.6b.

Componente OL:

En el factor espacial antero-central, el efecto principal de Presentación no fue significativo [$F(1,30) = .393$; $p = .535$; $\eta^2_p = .013$; $MSe = .093$] así como tampoco lo fueron ni el efecto principal de Grupo [$F(1,30) = .361$; $p = .553$; $\eta^2_p = .012$; $MSe = .090$] ni la interacción Presentación x Grupo [$F(1,30) = .438$; $p = .513$; $\eta^2_p = .014$; $MSe = .098$].

En el factor espacial central, no fueron significativos el efecto principal de Presentación [$F(1,30) = .914$; $p = .347$; $\eta^2_p = .030$; $MSe = .152$], ni el efecto principal de Grupo [$F(1,30) = .077$; $p = .784$; $\eta^2_p = .003$; $MSe = .058$], ni la interacción Presentación x Grupo [$F(1,30) = .065$; $p = .800$; $\eta^2_p = .002$; $MSe = .057$].

Por último, respecto al factor espacial posterior, el efecto principal de Presentación no resultó significativo [$F(1,30) = .287$; $p = .596$; $\eta^2_p = .009$; $MSe = .081$]. Tampoco alcanzaron significación estadística el efecto principal de Grupo [$F(1,30) = .263$; $p = .612$; $\eta^2_p = .009$; $MSe = .079$] ni la interacción Presentación x Grupo [$F(1,30) = .150$; $p = .701$; $\eta^2_p = .005$; $MSe = .066$].

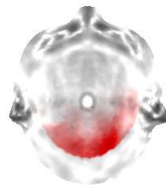
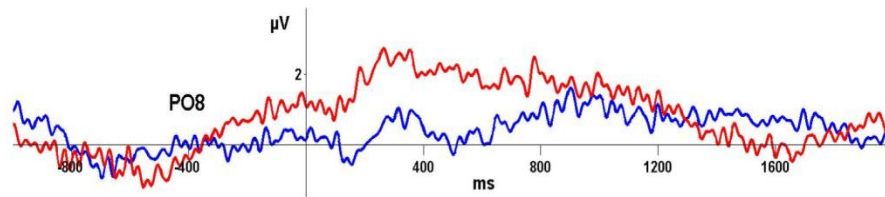
Tabla 3.3.

Componente	PPP			P300			CPT			P1330			OL		
Pico (rango)	-108 ms (-360–630)			292 ms (-30–800)			822 ms (90–1800)			1330 ms (952–1726)			1930 ms (600–2000)		
Factor	An	–	Po	An	–	Po	An	Ce	Po	An	An/Ce	Ce/Po	An/Ce	Ce	Po
P	1.443		1.967	5.969*		5.360*	2.260	.612	3.413	4.245	3.761*	3.137	.393	.914	.287
G	.034		.007	1.965		4.194	.034	.310	.045	.125	.367	.212	.361	.077	.263
PxG	2.612		.307	3.959		.103	.311	.005	.248	.870	.368	.561	.438	.065	.150

Se muestran los valores de $F(1,30)$. Los asteriscos (en negrita los significativos) muestran los niveles de significación: * $p < .05$, ** $p < .01$, *** $p < .001$. P=Presentación; G=Grupo; P*G= Presentación por Grupo. An: Anterior; Ce: Central; Po: Posterior; An/Ce: Anterior/Central.

A

Privados



Controles

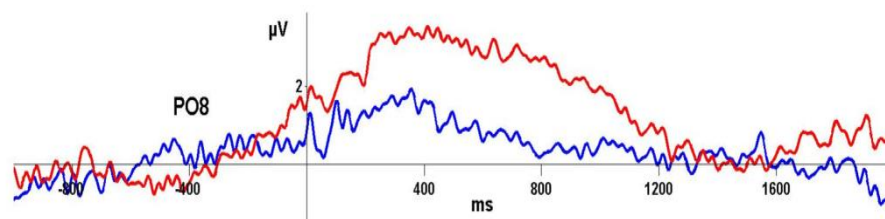


Figura 3.5a. Grandes promedios para el componente P300 de los electrodos más representativos del efecto en el factor espacial posterior (PO8). μV : microvoltios. Línea azul: primera presentación. Línea roja: segunda presentación.

B

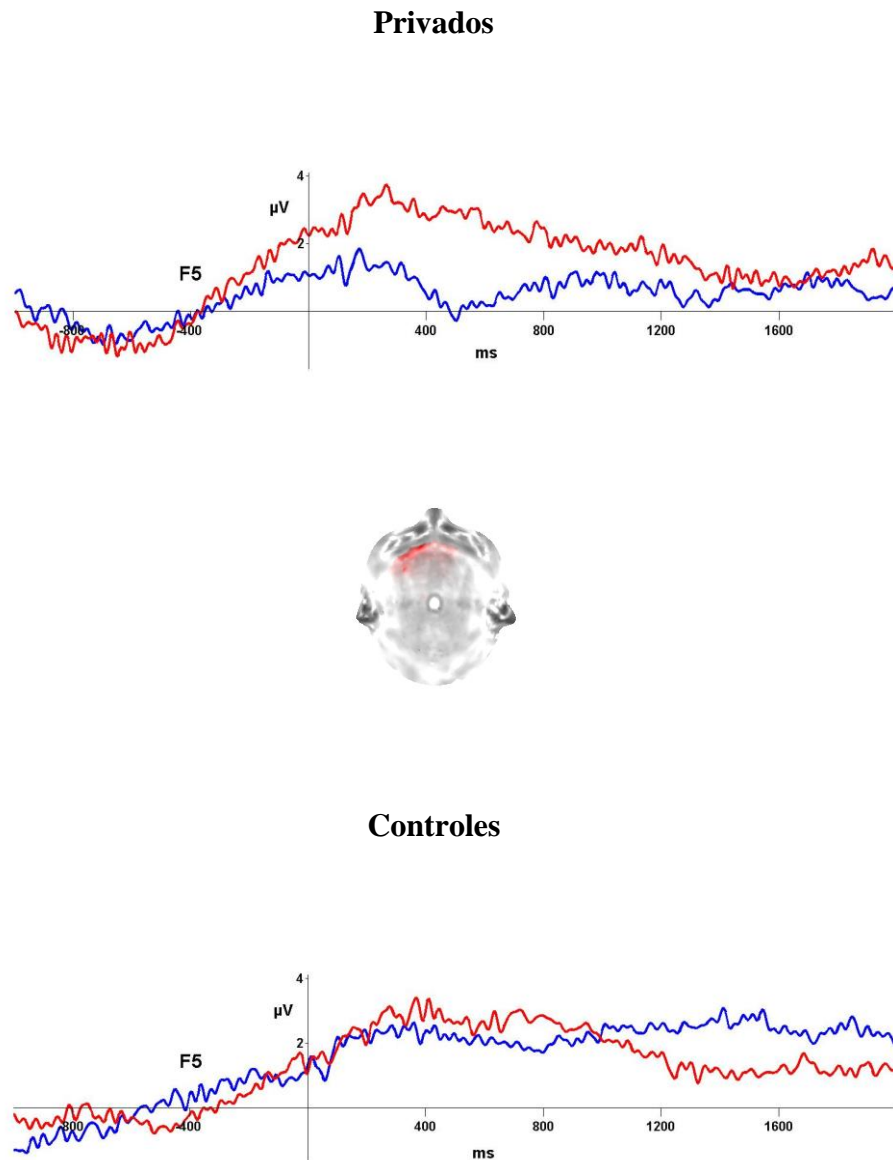


Figura 3.5b. Grandes promedios para el componente P300 de los electrodos más representativos del efecto en el factor espacial anterior (F5). μV : microvoltios. Línea azul: primera presentación. Línea roja: segunda presentación.

A

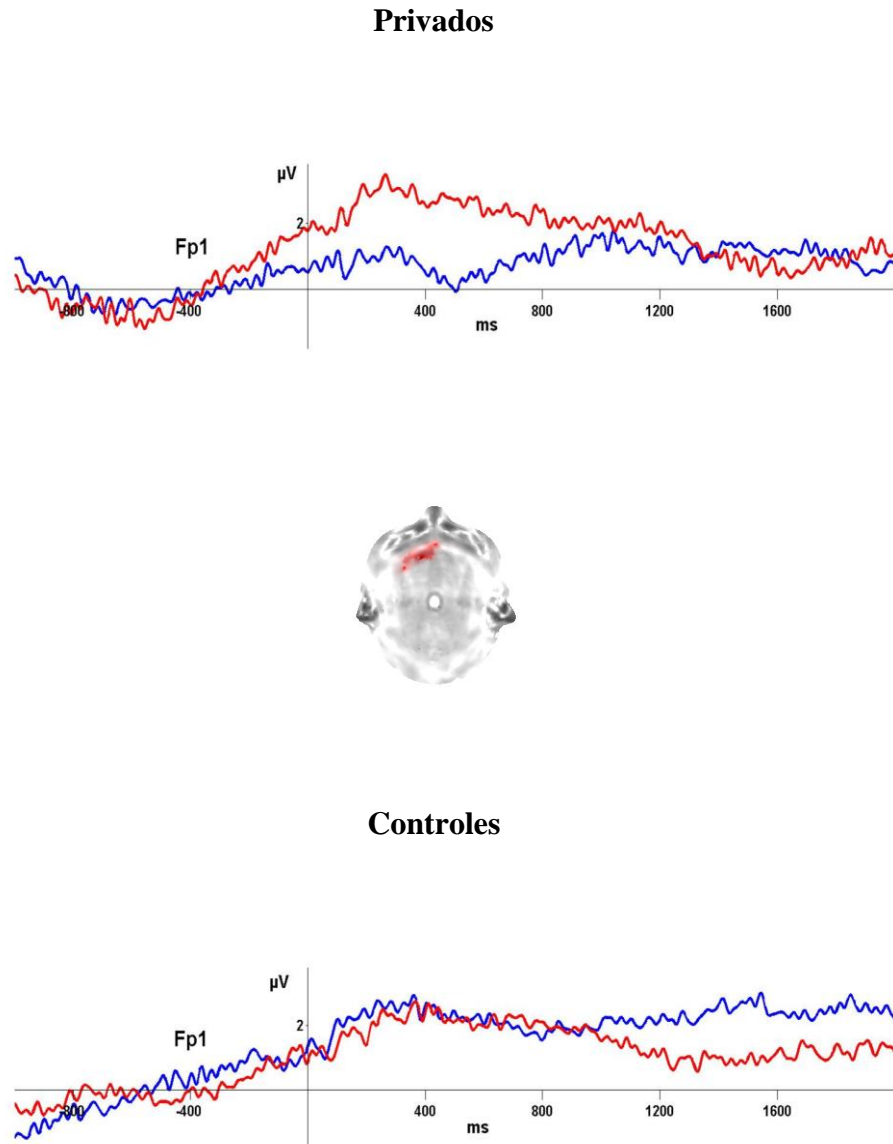


Figura 3.6a. Grandes promedios para el componente P1330 de los electrodos más representativos del efecto en el factor espacial anterior (FP1). μV : microvoltios. Línea azul: primera presentación. Línea roja: segunda presentación.

B

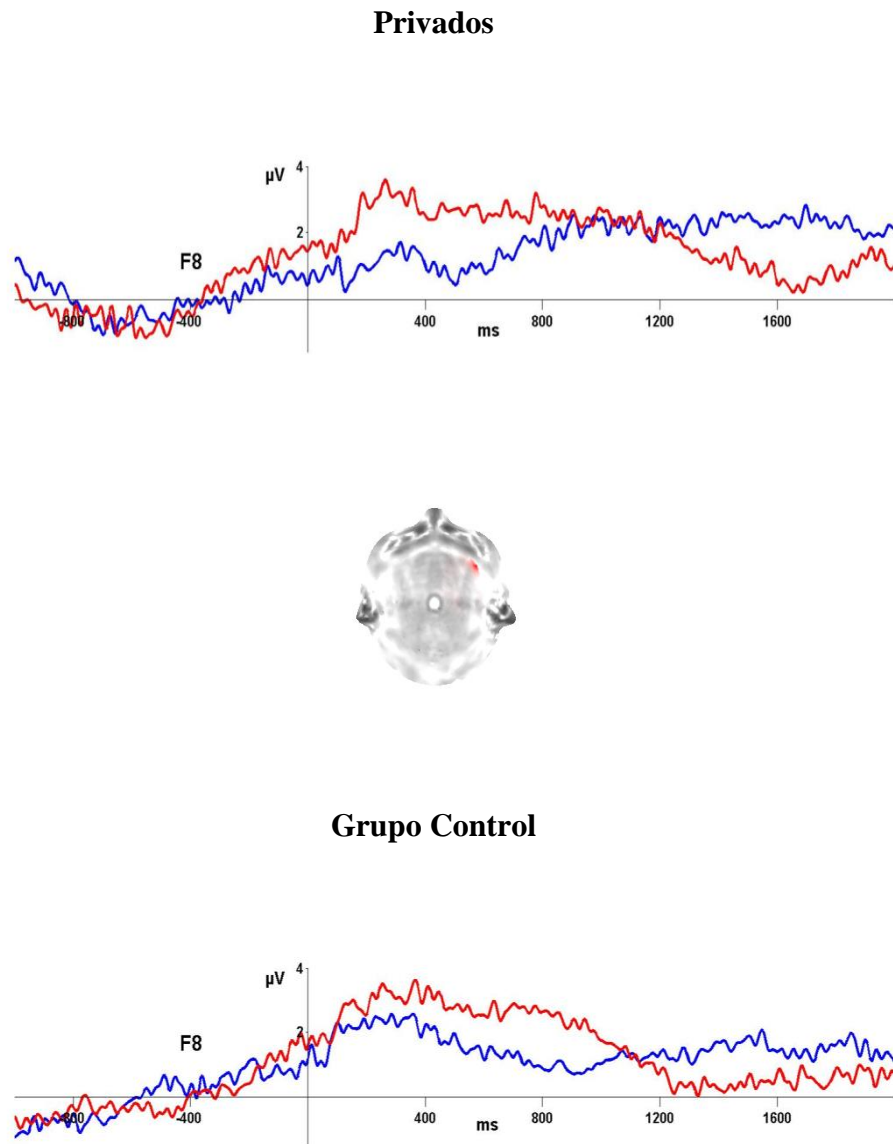


Figura 3.6b. Grandes promedios para el componente P1300 de los electrodos más representativos del efecto en el factor espacial antero-central (F8). μV : microvoltios. Línea azul: primera presentación. Línea roja: segunda presentación.

3.4.2.2 Tiempo-Frecuencia

La covariable FAI ajustó las puntuaciones en la banda theta entre los 1250 y los 1000 ms. En la banda de alfa bajo-1 en las ventanas de 0 a 250 ms, 250 a 500 ms, 500 a 750 ms, 750 a 1000 ms, 1000 a 1250 ms, 1250 a 1500 ms, 1500 a 1750 ms, 1750 a 2000 ms. En la frecuencia alfa bajo-2, entre 500 y 750 ms, 750 y 1000 ms, 1000 y 1250 ms, 1250 y 1500 ms, 1500 y 1750 ms, 1750 y 2000 ms. En alfa alto, en la ventana de 250 a 500 ms. Finalmente, en la banda de beta bajo la IAF no ajustaba en ninguna ventana de tiempo.

A continuación se informa de los resultados estadísticamente. Los resultados de todos los efectos principales e interacciones, independientemente de su significación estadística, pueden consultarse en las tablas 3.4–3.8

Theta (3.6–5.5 Hz privados; 3.9–5.8 Hz controles)

Entre 750 y 1000 ms, el efecto principal de Presentación resultó significativo [$F(1,29) = 8.677$; $p = .006$; $\eta_p^2 = .230$; $MSe = .812$]. Sin embargo, el análisis post-hoc no confirmó este efecto ($p = .663$). Ambos grupos presentaban una amplitud similar en presencia de los estímulos nuevos ($M = 1.14$) y los repetidos ($M = 1.13$), con una diferencia de medias de .008 (95% IC [-.029, .045]).

Entre 1000 y 1250 ms, el efecto de Presentación fue significativo [$F(1,29) = 9.973$; $p = .004$; $\eta_p^2 = .256$; $MSe = .863$]. La amplitud promedio fue menor para los objetos nuevos ($M = 1.11$) que para los repetidos ($M = 1.16$; diferencia de medias = -.052, 95% IC [-.099, -.004]), véase figura 3.8.

Entre 1250 y 1500 ms, el efecto principal de Presentación resultó significativo [$F(1,29) = 11.189$; $p = .002$; $\eta_p^2 = .278$; $MSe = .898$]. La amplitud promedio era menor para los objetos nuevos ($M = 1.12$) que para los repetidos ($M = 1.20$) con una diferencia de medias = -.085 (95% IC [-.136, -.034]), véase figura 3.8. Por otra parte, el efecto principal de ROI también resultó significativo [$F(5,145) = 5.511$; $p = .003$; $\eta_p^2 = .161$; $MSe = .892$], aunque el correspondiente contraste post-hoc no alcanzó significación estadística.

Entre 1500 y 1750 ms, el efecto principal de ROI fue significativo [$F(5,145) = 4.231$; $p = .018$; $\eta^2_p = .127$; $MSe = .735$]. Sin embargo, el análisis post-hoc no reveló diferencias significativas.

Alfa bajo-1 (5.5–7.3 Hz privados; 5.8–7.7 Hz controles)

Entre 500 y 750 ms, la interacción Presentación x Grupo fue significativa [$F(1,29) = 10.153$; $p = .003$; $\eta^2_p = .259$; $MSe = .868$]. En el grupo de privados, la amplitud promedio fue menor para los objetos nuevos ($M = 1.05$, $DT = .13$) que para los repetidos ($M = 1.15$, $DT = .13$). Por tanto, los objetos nuevos se asociaban a una mayor desincronización [$t(95) = -5.836$; $p < .001$]. Por el contrario, en el grupo control la amplitud promedio fue mayor para los objetos nuevos ($M = 1.10$, $DT = .12$) que para los repetidos ($M = 1.04$, $DT = .13$), de modo que eran los objetos antiguos los que se asociaban a una mayor desincronización [$t(95) = 5.891$; $p < .001$] (Figura 3.9).

Por último, los objetos nuevos se asociaban a una mayor desincronización [$t(95) = -5.836$; $p < .001$] en el grupo de privados frente al de control, mientras que para los objetos repetidos la amplitud promedio fue menor en el grupo control respecto al grupo de privados [$t(95) = -5.836$; $p < .001$].

Entre 1750 y 2000 ms, el efecto principal de ROI fue significativo [$F(5,145) = 3.212$; $p = .046$; $\eta^2_p = .100$; $MSe = .599$]. El contraste post-hoc confirmó que la amplitud promedio era mayor para la ROI-PD ($M = 1.422$) que para la ROI-CI ($M = 1.334$; $p = .032$). Por tanto la primera se asociaba a una menor desincronización respecto a la segunda, con una diferencia de medias = .088 (95% IC [.009, .167]). Además la amplitud promedio para la ROI-PD también fue mayor que para la ROI-PI ($M = 1.385$). Una vez más la ROI (PD) se asociaba a una menor desincronización (diferencia de medias = .036, 95% IC [.001, .072]).

Alfa bajo-2 (7.3–9.1 Hz privados; 7.8–9.7 Hz controles)

En esta banda no se encontraron resultados significativos en ninguna de las ventanas de tiempo (ver tabla 3.6)

Alfa alto (9.1–10.9 Hz privados; 9.7–11.6 Hz controles)

Como en la banda anterior tampoco en este caso se encontraron resultados significativos en ninguna de las ventanas de tiempo (ver tabla 3.7).

Beta bajo (10.9–21 Hz privados; 11.6–21 Hz controles)

Entre 0 y 250 ms la interacción de Presentación x ROI x Grupo fue significativa [$F(5,145) = 3.339$; $p = .038$; $\eta^2_p = .103$; $MSe = .635$]. Sin embargo el contraste post-hoc no confirmó esta significación.

Entre 250 y 500 ms, el efecto principal de ROI fue significativo [$F(5,145) = 3.634$; $p = .032$; $\eta^2_p = .111$; $MSe = .650$]. El contraste post-hoc ($p = .032$) reveló una mayor amplitud promedio para la ROI-CI ($M = .944$, $DTE = .011$) que para la ROI-CD ($M = .929$, $DTE = .012$). La ROI-CI se asociaba a una menor desincronización respecto a la ROI-CD, con una diferencia de medias = .015 (95% IC .001, .030)).

Entre 500 y 750 ms, la interacción Presentación x ROIs x Grupo fue significativa [$F(5,145) = 3.080$; $p = .038$; $\eta^2_p = .096$; $MSe = .659$]. Sin embargo, el contraste post-hoc no alcanzó la significación en ninguna de las comparaciones realizadas.

Tabla 3.4.

Efecto	df	L.B.	0:250	250:500	500:750	750:1000	1000:1250	1250:1500	1500:1750	1750:2000
G	1,29	1.913	.017	.689	.276	.249	.643	1.463	.601	.423
P	1.29	.566	.314	.022	4.078	8.677**	9.973**	11.189**	3.271	1.173
PxG	1.29	.035	.013	2.249	1.678	.496	.267	.030	.007	.938
ROI	5.145	2.155	.666	.737	.150	1.056	2.271	5.511	4.231*	2.006
ROIxG	5.145	1.833	.124	.168	.527	.790	.638	1.246	.608	1.885
PxROI	5.145	.608	.516	.494	.409	.122	2.465	1.764	.202	.252
PxROIxG	5.145	.777	1.014	1.742	1.911	.711	.144	.318	1.394	1.836

Resultados del ANCOVA para la frecuencia theta (3,8–5,7 Hz grupo privados; 4–5,8 Hz grupo controles). Se muestran los valores de F y los grados de libertad (df). Los asteriscos muestran los niveles de significación (en negrita los resultados significativos): * $p < .05$, ** $p < .01$, *** $p < .001$. G: grupo; P: presentación; L.B.: línea base.

Tabla 3.5.

Efecto	df	L.B.	0:250	250:500	500:750	750:1000	1000:1250	1250:1500	1500:1750	1750:2000
G	1,29	.491	1.073	.001	.006	4.155	2.994	.403	.264	.360
P	1.29	.390	.069	.036	.725	.000	.104	1.267	.129	.698
PxG	1.29	.448	2.311	2.494	10.153*	.311	.465	3.165	4.016	.002
ROI	5.145	1.237	.680	.547	.584	.637	1.201	1.036	2.074	3.212*
ROIxG	5.145	2.165	.618	.761	.797	.444	1.012	.568	.576	2.123
PxROI	5.145	.324	.130	.428	.545	.513	.270	.244	1.037	.225
PxROIxG	5.145	.558	1.107	.540	.415	1.130	.873	.357	.153	.772

Resultados del ANCOVA para la frecuencia alfa bajo-1 (5,7–7,6 Hz grupo privados; 5,6–7,5 Hz grupo controles). Se muestran los valores de F y los grados de libertad (df). Los asteriscos muestran los niveles de significación (en negrita los resultados significativos): * $p < .05$, ** $p < .01$, *** $p < .001$. G: grupo; P: presentación; L.B.: línea base.

Tabla 3.6.

Efecto	df	L.B.	0:250	250:500	500:750	750:1000	1000:1250	1250:1500	1500:1750	1750:2000
G	1,29	2.665	.562	.014	.025	.019	.970	.001	.008	.272
P	1.29	.228	2.202	.125	.003	3.802	1.435	1.124	3.551	.035
PxG	1.29	.306	3.041	.115	1.657	.130	1.016	1.443	2.348	.372
ROI	5.145	1.110	.674	.354	.077	.539	.668	.071	.744	1.927
ROIxG	5.145	.307	.346	.476	.979	.310	1.018	.816	1.105	.744
PxROI	5.145	.491	.708	.950	.623	.342	2.777	1.068	.787	.234
PxROIxG	5.145	.227	2.759	.343	1.018	.432	.640	.246	.229	.827

Resultados del ANCOVA para la frecuencia alfa bajo-2 (7,6–9,5 Hz grupo privados; 7,5–9,4 Hz grupo controles). Se muestran los valores de F y los grados de libertad (df). Los asteriscos muestran los niveles de significación (en negrita los resultados significativos): * $p < .05$, ** $p < .01$, *** $p < .001$. G: grupo; P: presentación; L.B.: línea base.

Tabla 3.7.

Efecto	df	L.B.	0:250	250:500	500:750	750:1000	1000:1250	1250:1500	1500:1750	1750:2000
G	1,29	.001	.691	.091	.270	.005	.862	.140	.243	.010
P	1.29	.214	.268	.012	2.284	2.198	.030	.795	.643	.489
PxG	1.29	.006	.085	.748	.444	1.134	.011	.586	1.006	2.139
ROI	5.145	.762	1.109	.453	.326	.598	.169	.047	.396	.359
ROIxG	5.145	1.169	.843	1.004	1.238	.275	.433	.596	.142	.975
PxROI	5.145	2.510	.407	.309	.203	.540	.309	.396	.620	.332
PxROIxG	5.145	1.210	.529	.034	2.586	.721	.329	1.628	.032	.091

Resultados del ANCOVA para la frecuencia alfa alto (9,5–11,4 Hz grupo privados; 9,4–1,2 Hz grupo controles). Se muestran los valores de F y los grados de libertad (df). Los asteriscos muestran los niveles de significación (en negrita los resultados significativos): * $p < .05$, ** $p < .01$, *** $p < .001$. G: grupo; P: presentación; L.B.: línea base.

Tabla 3.8.

Efecto	df	L.B.	0:250	250:500	500:750	750:1000	1000:1250	1250:1500	1500:1750	1750:2000
G	1,29	.047	.020	.040	.001	1.286	.199	.176	.772	.047
P	1.29	.128	3.089	.062	.869	.102	.108	3.110	1.224	.003
PxG	1.29	.047	.053	.021	2.057	2.624	.177	.037	.020	.774
ROI	5.145	.551	2.449	3.634*	.320	.582	.643	.590	.621	1.635
ROIxG	5.145	4.517	.781	2.016	.315	1.478	.325	.753	1.165	.274
PxROI	5.145	1.296	.230	1.918	.861	1.111	.301	.514	.871	.713
PxROIxG	5.145	.510	3.339*	.436	3.080*	1.455	.803	1.518	2.459	1.329

Resultados del ANCOVA para la frecuencia beta bajo (11,4–21 Hz grupo privados; 11,2–21 Hz grupo controles). Se muestran los valores de F y los grados de libertad (df). Los asteriscos muestran los niveles de significación (en negrita los resultados significativos): * $p < .05$, ** $p < .01$, *** $p < .001$. G: grupo; P: presentación; L.B.: línea base.

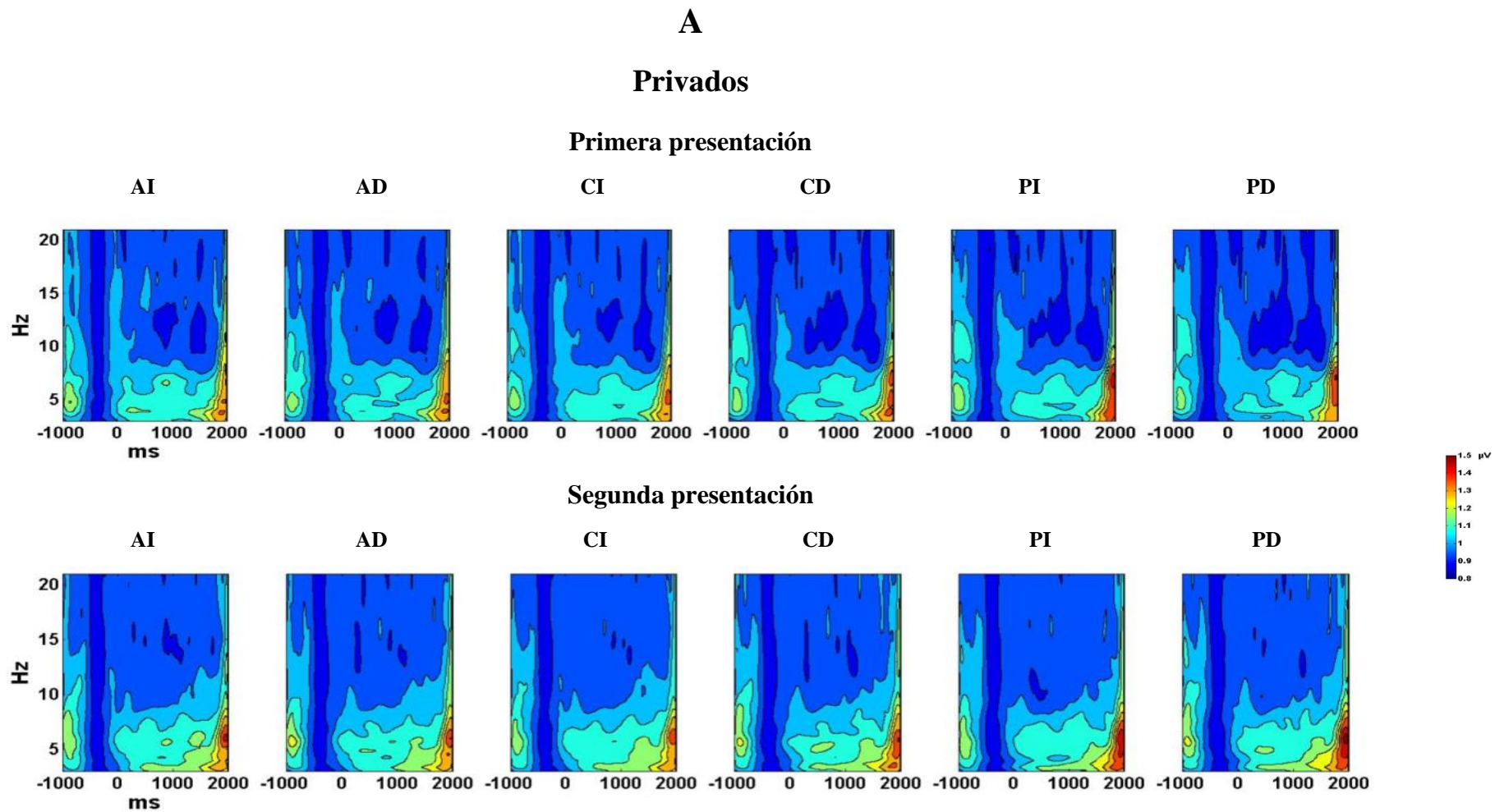
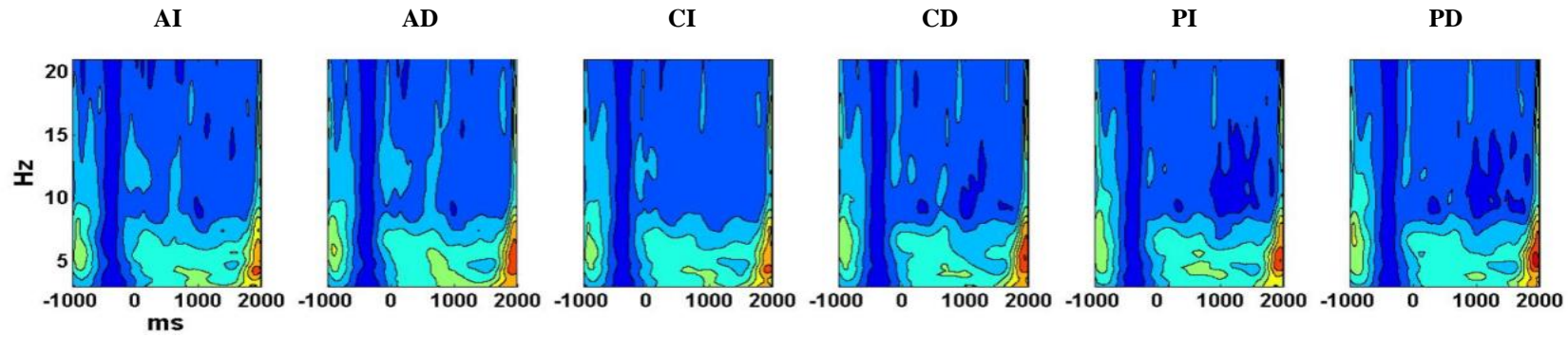


Figura 3.7a. Actividad inducida canónica para el grupo de privados representando la primera y la segunda presentación. Desde la izquierda hacia la derecha se muestran las ROIs Anterior izquierda (AI), Anterior derecha (AD), Central izquierda (CI), Central derecha (CD), Posterior izquierda (PI), Posterior derecha (PD). Ms: milisegundos; Hz: hercios; μ V: microvoltios.

B

Controles

Primera presentación



Segunda presentación

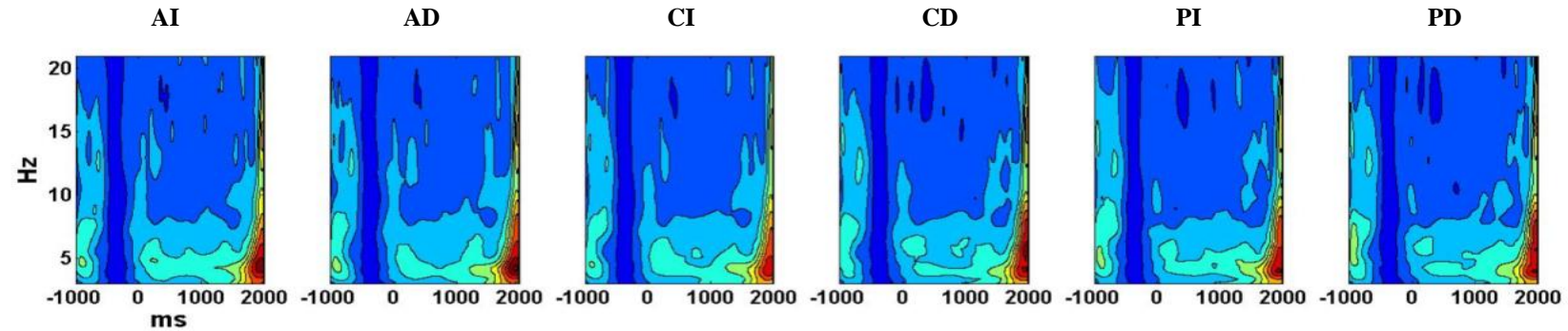
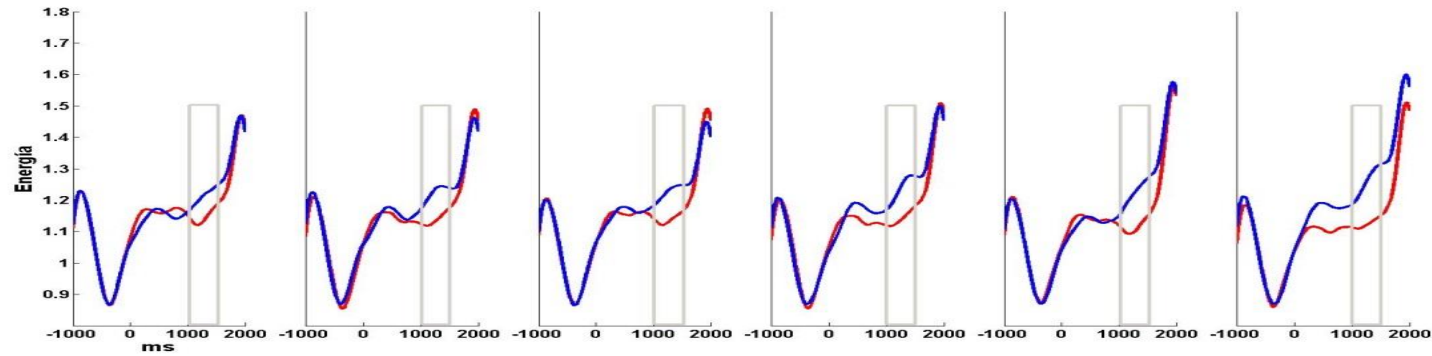


Figura 3.7b. Actividad inducida canónica para el grupo control representando la primera y la segunda presentación. Desde la izquierda hacia la derecha se muestran las ROIs Anterior izquierda (AI), Anterior derecha (AD), Central izquierda (CI), Central derecha (CD), Posterior izquierda (PI), Posterior derecha (PD). Ms: milisegundos; Hz: hercios; μV : microvoltios.

Privados



Controles

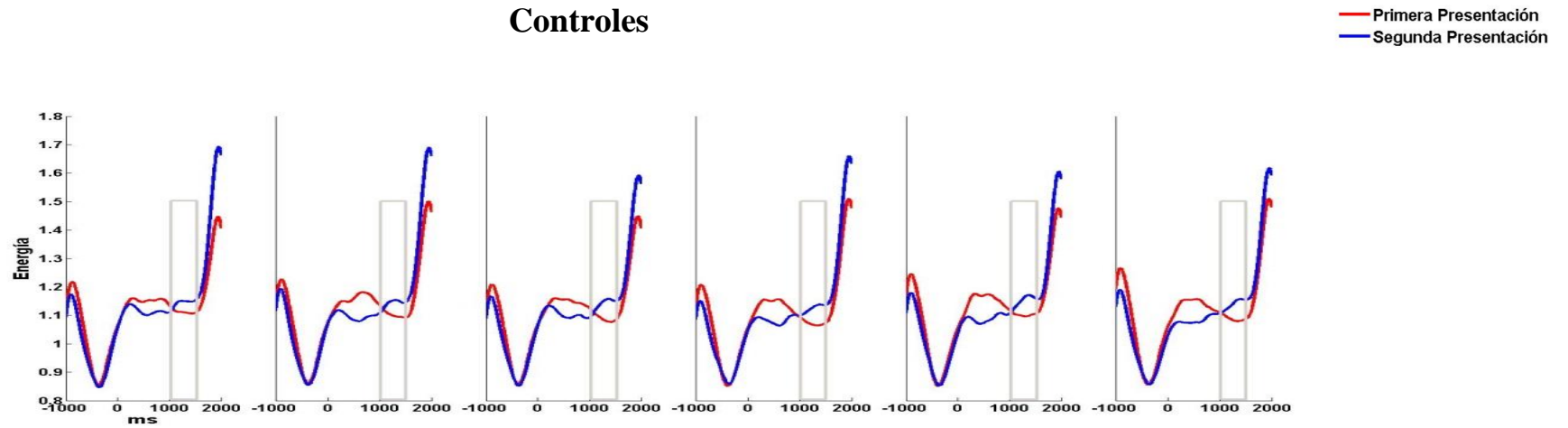
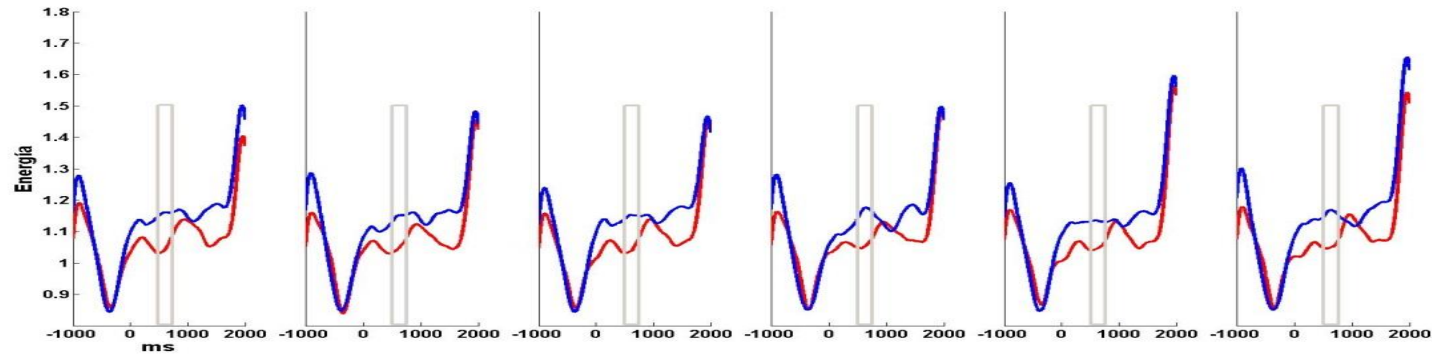


Figura 3.8. Actividad inducida individual en la banda theta (3,64–5,46 Hz privados; 3,87–5,81 Hz controles), representando el efecto de Presentación en la ventana de 1000 a 1500 ms (rectángulo gris). Desde la izquierda hacia la derecha se muestran las ROIs Anterior izquierda, Anterior derecha, Central izquierda, Central derecha, Posterior izquierda, Posterior derecha.

Privados



Controles

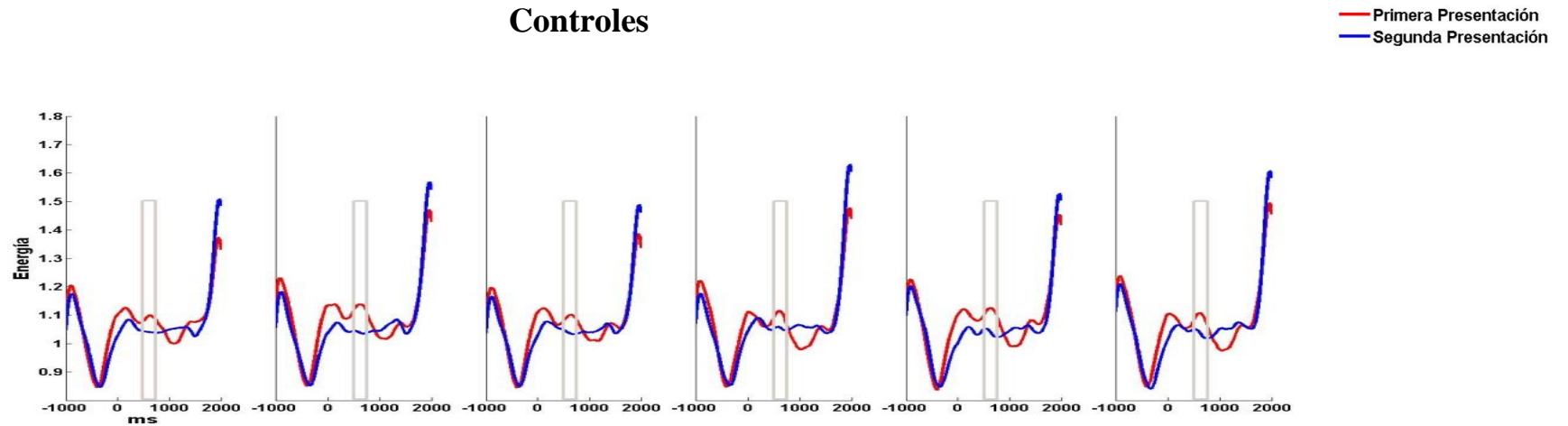


Figura 3.9. Actividad inducida individual en la banda de alfa bajo1 (5,46–7,28 Hz privados; 5,81–7,74 Hz controles), representando la interacción Presentación x Grupo en la ventana de 500 a 750 ms (rectángulo gris). Desde la izquierda hacia la derecha se muestran las ROIs Anterior izquierda, Anterior derecha, Central izquierda, Central derecha, Posterior izquierda, Posterior derecha.

3.4.2.3 sLORETA

La densidad de corriente se calculó para cada sujeto y condición sobre los factores temporales que a nivel de superficie presentaban diferencias significativas en relación a la manipulación experimental. De este modo los factores seleccionados fueron dos, el que se asociaba con el componente P300 y el que se asociaba con el componente P1330.

P300:

De acuerdo con los resultados de los ERPs, los factores analizados fueron Presentación y Grupo. En relación al factor Presentación, el resultado del contraste por pares (muestras relacionadas) no fue significativo ($p = .43640$). El contraste para el factor Grupo (muestras independientes) tampoco alcanzó el nivel de significación ($p = .47060$). Por tanto, las diferencias de actividad encontradas en los ERPs no se reflejaban en el análisis de fuentes.

P1330:

De acuerdo con los resultados de los ERPs, se analizó el factor Presentación. El resultado del contraste por pares no resultó significativo ($p = .68700$). Para averiguar si los dos grupos habían necesitado del mismo nivel de activación para ejecutar la tarea, realizamos un contraste exploratorio para el factor Grupo que no fue significativo ($p = .65420$).

3.5 Discusión

3.5.1 El efecto de privación visual a corto plazo en las tareas de conducta

En consonancia con los resultados que se han encontrado en estudios anteriores sobre memoria háptica (e.g., Craddock y Lawson, 2008; Sebastián y Ballesteros, 2012), en el presente experimento se observó un robusto efecto de *priming* de repetición. Tanto el grupo de privados como el de no privados exploraban los objetos repetidos más rápidamente que los nuevos. Además, los participantes del grupo de privados exploraban los objetos con mayor rapidez que los del grupo control.

Por otro lado, en esta tarea es habitual encontrar que participantes no privados rindan con una precisión muy elevada (Ballesteros y cols., 1997; Ballesteros y cols.

1999; Ballesteros y Reales, 2004), incluso en estudios sobre envejecimiento cognitivo (Sebastián y Ballesteros, 2012) y que los objetos primados se acompañen de unas menores tasas de error respecto a los nuevos (Craddock y Lawson, 2008). En línea con los resultados encontrados en estos trabajos, nuestros dos grupos de participantes mostraron un alto porcentaje de aciertos en la tarea de detección de simetría y cometieron menos errores tras la presentación de los estímulos repetidos. Además, las tasas de error fueron similares en ambos grupos. Esta ausencia de diferencias entre grupos concuerda con los resultados de estudios previos donde se ha comparado el rendimiento de privados y no privados en tareas hápticas con objetos 3D (Crabtree, Norman, 2014). De manera similar, en nuestro estudio observamos que ambos grupos de participantes demostraron una capacidad similar para recordar y reconocer los objetos presentados en la tarea háptica en las pruebas verbales de memoria, sugiriendo que la privación visual no habría afectado a estos procesos de recuperación.

En su conjunto, los resultados sugieren que la privación visual se relaciona con una reducción de las latencias de respuesta tanto para los estímulos antiguos como para los nuevos. Esto representa una ventaja funcional que sugiere un acceso más rápido a la representación de los objetos en la memoria a largo plazo.

Estos resultados guardan cierta relación con el efecto de potenciación perceptiva táctil descrito en una tarea de discriminación con objetos 2D (Weisser y cols., 2005) en la que el grupo de privados presentaba una mayor tasa de aciertos frente al grupo control. No obstante, Crabtree y Norman (2014) no pudieron replicar dicho efecto empleando objetos 3D. Además, puesto que el periodo de presentación de los estímulos era fijo en ambos estudios y en ninguno de ellos se registraban los RTs, no podemos saber si las diferencias encontradas en este experimento dependen de este efecto.

También se podría especular con la posibilidad de relacionar las mejoras encontradas con cambios en los procesos atencionales o de alerta provocados por la privación visual. Esta interpretación sería compatible con los resultados de tiempo-frecuencia encontrados en la banda alfa bajo-1 (apartado 3.4.2.2), que ha demostrado guardar relación con los procesos de alerta fásica (Klimesch, 1999, 1998b). Por tanto, es posible que los decrementos en los tiempos de reacción encontrados en el grupo de privados dependan de los distintos niveles de alerta que este grupo estaría experimentando durante la realización de la tarea de detección de simetría.

3.5.2 El efecto de privación visual a corto plazo en los ERPs

De acuerdo con los resultados de Sebastián y Ballesteros (2012), esperábamos encontrar un aumento de positividad entre 500 a 900 ms seguido por una reducción de actividad entre 1200 y 1500 ms tras la presentación de los estímulos repetidos. A este respecto, la descomposición con el ACP identificó dos factores temporales, uno con pico a 300ms (P300) y otro con pico alrededor de 800ms (CPT), que se solapaban temporalmente con el primero de los efectos observados por Sebastián y Ballesteros (2012). En los dos factores espaciales del componente P300, la amplitud de este componente mostró un incremento durante el procesamiento de los objetos nuevos comparado con el de los antiguos. La latencia de este componente es además similar a la de un efecto descrito por Rugg y cols. (1998a) entre los 330 y los 500 ms en tareas de memoria visual con palabras. Este efecto, con una distribución parietal, aparecía para estímulos repetidos con independencia del nivel de profundidad con el que se hubiese producido la codificación o del nivel de precisión. Estudios posteriores con material visual (imágenes) también han encontrado efectos de *priming* en ventanas de tiempo muy similares. Por ejemplo, en los estudios de Penney y cols. (2001) y Lawson y cols. (2007) se observó un efecto en regiones antero-centrales entre los 200 y los 500 ms. En línea con estos resultados, nuestros datos sugieren que el efecto asociado al componente P300 representa el correlato neural del efecto de *priming* de repetición observado en conducta.

A pesar de que ambos grupos exhibían un efecto de repetición similar, los ERPs registrados en el grupo control presentaban una mayor amplitud respecto al grupo de privados. Basándose en el modelo atencional propuesto por Kahneman (1973), Polich (2007) planteó la posibilidad de que la amplitud del P300 se redujese en aquellas tareas más demandantes. Además, en este tipo de tareas se observaría un incremento en la latencia pico de este componente (Polich, 2007). Según esta propuesta, las tareas demandantes aumentarían el nivel de *arousal* necesario para completarlas, llevando a un despliegue mayor de recursos atencionales y modulando así la latencia y la amplitud del componente P300 (Kahneman, 1973, véase Polich, 2007). En estudios de búsqueda visuala también se ha comprobado que la amplitud del P300 disminuye al aumentar la cantidad información que debe ser retenida (Kok, 2001, para una revisión). Considerando estos resultados, la menor amplitud observada en el grupo de privados

podría estar indicando un mayor despliegue de recursos atencionales durante la realización de la tarea.

En referencia al componente CPT, en el presente estudio se encontró solo una tendencia hacia la significación para el efecto de repetición en regiones parietales, mostrando un incremento de positividad hacia los estímulos repetidos. No obstante, la dirección de esta tendencia coincide con los resultados hallados en memoria háptica por Sebastián y Ballesteros (2012) y en memoria visual por Friedman y Cycowicz (2006), que describieron efectos significativos de *priming* de repetición entre 500 y 900 ms. En nuestro caso, la ausencia de significación podría deberse al tipo de análisis utilizado para seleccionar las ventanas temporales: un análisis convencional basado en la inspección visual de la época en Sebastián y Ballesteros (2012), y un método guiado por los datos en el presente estudio.

Por último y en línea con nuestra predicción, los potenciales asociados con los estímulos repetidos mostraron una reducción de actividad distribuida entre regiones anteriores y antero-centrales en un factor temporal cuyo pico aparecía alrededor de 1330 ms. En memoria visual, este efecto se ha relacionado con la disponibilidad de la representación del objeto (Penney y cols., 2001) y con un efecto de repetición de los estímulos (Lawson y cols., 2007). En ambos casos, la diferencia de actividad entre estímulos nuevos y repetidos era estadísticamente significativa en regiones posteriores del cuero cabelludo. En memoria háptica, Sebastián y Ballesteros (2012) observaron que dicha actividad se distribuía por todo el cuero cabelludo y la interpretaron como consecuencia del acceso explícito a la información del objeto (Sebastián y Ballesteros, 2012). Dadas las similitudes entre nuestro diseño y el de Sebastián y Ballesteros (2012) y entre las ventanas temporales en las que se ha hallado su efecto de repetición (reducción de actividad) con respecto al nuestro, la interpretación más plausible podría ser la de que el efecto de memoria encontrado en el componente P1330 estaría reflejando procesos de reconocimiento explícito.

3.5.3 El efecto de privación visual a corto plazo en las oscilaciones

En relación con los datos obtenidos a partir del análisis de tiempo-frecuencia, la banda theta resultó sensible al efecto de memoria entre 1000–1500 ms. Los estímulos nuevos se asociaban a una mayor desincronización respecto a los antiguos en ambos grupos. Este efecto ocurría en un segmento temporal que se solapa parcialmente con la

ventana en la que se ha descrito el efecto ERP de reducción de actividad. Como hemos visto en el párrafo anterior, al igual que la actividad en la banda theta, este último efecto se asocia con un reconocimiento explícito de la información procesada (Sebastián y Ballesteros, 2012). Por tanto, es posible que los efectos de repetición hallados en theta y el efecto de repetición (reducción de actividad) observado en los ERPs, representen un proceso similar de recuperación explícita. De hecho, en un estudio de memoria háptica de reconocimiento (Sebastián y cols. 2011), la banda theta también se sincronizaba cuando se presentaban objetos repetidos. Curiosamente, este efecto de memoria se producía en la misma ventana temporal (550–750 ms) que el efecto ERP antiguo/nuevo, sugiriendo que ambas medidas representaban procesos cognitivos probablemente relacionados con la memoria episódica. Este efecto ERP antiguo/nuevo se asociaba a un aumento de actividad tras la presentación de los estímulos repetidos en una ventana entre 550–750 ms, mientras que nuestro efecto se caracteriza por una disminución de actividad alrededor de 1300 ms. Esta discrepancia puede explicarse por el tipo de tarea empleada en ambos estudios, una de reconocimiento explícito en el trabajo de Sebastián y cols. (2011) y otra de memoria incidental en la presente investigación. En una tarea de reconocimiento de tipo antiguo/nuevo, el acceso a la información explícita se realiza más temprano que en una tarea de *priming* de repetición, en la que la actividad que se asocia con el efecto de repetición no requiere de un reconocimiento explícito de la información primada y por tanto el acceso a la memoria episódica se realiza sólo en un segundo momento y se describe con esta reducción de actividad para los estímulos primados.

En cuanto a la banda alfa bajo-1, se observaron diferencias entre grupos entre 500 y 750 ms: por un lado, la desincronización era mayor para los objetos nuevos en el grupo de privados respecto a los objetos repetidos y para los objetos repetidos en el grupo control respecto a los nuevos.

Por otro, la desincronización era mayor para el grupo de privados para los objetos nuevos y para el grupo control para los repetidos.

De acuerdo con Klimesch (1999), una mayor desincronización en esta frecuencia se asocia con un incremento en los niveles de alerta fásica. Al estar asociado el rendimiento en el grupo de privados con un mayor nivel de desincronización para los estímulos nuevos, es posible que durante la realización de la tarea este grupo presentase

un mayor nivel de *arousal* para estos estímulos en relación con el grupo control. De acuerdo con los datos de conducta, estas diferencias podrían representar un procesamiento más rápido en el grupo de privados. En lo que a los estímulos repetidos se refiere, la disminución de la desincronización observada en el grupo de privados podría estar expresando una disminución del nivel de *arousal* como consecuencia de un procesamiento menos demandante. Un mayor *arousal* durante la codificación de los estímulos nuevos podría haber facilitado el posterior procesamiento de los estímulos repetidos, y por tanto también su reconocimiento. Alternativamente, las diferencias podrían derivarse de un proceso de inhibición de las características del estímulo menos relevantes para la realización de la tarea (véase Klimesch, 2012). Esta característica de alfa, cuya actividad se asocia con una mayor sincronización, ha sido descrita en estudios de memoria de trabajo en los que al aumentar la sincronización en theta, se observaba además un incremento de amplitud en alfa (véase Klimesch, 2012). En este sentido, el grupo de privados podría estar desplegando más actividad inhibitoria durante el procesamiento de los estímulos repetidos con el fin de hacer frente a un procesamiento menos eficiente para los estímulos nuevos.

En alfa bajo-2, una banda de frecuencia relacionada con la expectativa hacia la presentación de un estímulo (Klimesch y cols., 1998a, ver Klimesch, 1999 para una revisión), no se hallaron diferencias entre grupos ni relacionadas con el efecto de memoria.

Contrariamente a lo descrito por Sebastián y Ballesteros (2012) en su estudio de *priming* háptico, no hemos encontrado diferencias en el nivel de sincronización neuronal entre objetos nuevos y repetidos en las frecuencias beta bajo y alfa alto. Estas diferencias podrían relacionarse con el número de repeticiones con el que había sido presentado el objeto, ya que en el presente estudio solo se realizaba una repetición, mientras que en el de Sebastián y Ballesteros. (2012) los estímulos se repetían dos veces desde su primera presentación. El aumento del número de repeticiones puede por tanto haber facilitado la recuperación de los estímulos repetidos.

En conclusión, tanto el grupo de privados como el de participantes controles mostraron una mayor sincronización de la banda theta para los objetos repetidos, un efecto posiblemente relacionado con el acceso a la memoria explícita. Además, sus patrones de actividad en alfa bajo-1 diferían entre 500 y 750 ms. En comparación con el

grupo control, el grupo de privados presentaba una mayor desincronización para los objetos nuevos y una menor desincronización para los objetos repetidos en esta frecuencia, lo que podría reflejar un procesamiento más demandante para los objetos nuevos seguido de una mayor facilitación para los repetidos.

3.5.4 sLORETA

El análisis de fuentes para los componentes ERP sensibles a los efectos de memoria (P300 y P1330) no mostró diferencias significativas. Este dato sugiere que las modulaciones de voltaje observadas entre condiciones experimentales no son consecuencia de diferencias en el origen de la actividad.

3.6 Conclusión

En este estudio se han hallado diferencias conductuales y de actividad cerebral entre un grupo de participantes privados de la visión y un grupo control mientras realizaban una tarea indirecta de memoria. Puesto que algunos de los efectos encontrados son congruentes con los descritos en la literatura, estos efectos podrían representar los correlatos conductuales y neurales de los efectos de plasticidad derivados de la privación visual a corto plazo.

Por ejemplo, si bien ambos grupos presentaban un robusto efecto conductual de *priming* de repetición en relación a la tarea de detección de simetría, el grupo de privados realizaba dicha tarea con mayor velocidad, sugiriendo un acceso más rápido a la representación de los objetos en la memoria a largo plazo. Este efecto podría tener su correlato neural en las discrepancias observadas en alfa bajo-1 entre 500 y 750 ms, donde el grupo privado de visión expresaba un aumento en el nivel de alerta fásica o *arousal* para los objetos nuevos y una disminución en su nivel para los objetos repetidos. Este patrón de actividad podría reflejar, por un lado, un procesamiento más eficiente para los objetos nuevos y de este modo un acceso más rápido a su representación y por otro, una mayor facilitación para los objetos repetidos y para su acceso a la representación. Alternativamente, los efectos de conducta se asociarían con los cambios observados en el componente P300, en el que la menor amplitud observada en el grupo de privados representaría un mayor despliegue de recursos atencionales para explorar los objetos, permitiendo así un procesamiento más rápido.

En cuanto a los efectos de *priming* en los ERPs, ambos grupos exhibieron un aumento seguido por un decremento de amplitud tras la presentación de los estímulos repetidos. Además este último efecto se solapaba parcialmente con un efecto de memoria en la frecuencia de theta.

Las explicaciones que hemos dado sobre el tipo de modulación ejercido por la privación de la visión a corto plazo en esta tarea de *priming* háptico requieren de ulteriores estudios para confirmarse. Manipular, por ejemplo, los niveles de atención y de *arousal* en tareas de percepción háptica y de memoria de trabajo usando este periodo de privación sería interesante para evaluar la posibilidad de que estados de plasticidad cerebral rápidos y transitorios puedan influir en la codificación, el reconocimiento y el mantenimiento en memoria de los estímulos procesados en esta modalidad.

CAPÍTULO 4

**CONCLUSIONES: EFECTOS DE LA PRIVACIÓN VISUAL A CORTO
PLAZO SOBRE LA MEMORIA HÁPTICA**

4.1 Efectos de la privación visual sobre la memoria háptica de reconocimiento

Si bien ambos grupos (privados y controles) mostraron un robusto efecto de memoria antiguo/nuevo, la mayor velocidad de los participantes privados a la hora de explorar los objetos nuevos sugiere que podrían haber accedido más rápidamente a la representación del objeto en la memoria a largo plazo.

El efecto conductual de memoria observado en los dos grupos se acompañó no sólo de un efecto ERP antiguo/nuevo en forma de aumento de positividad para los objetos antiguos (CPT), sino también de un efecto antiguo/nuevo en la banda alfa alto que consistió en una disminución de la desincronización para los estímulos repetidos.

No obstante, en el grupo de privados se encontró un efecto antiguo/nuevo más tardío (OL) que en cambio no se observaban en el grupo control. Atendiendo a su latencia, dicho efecto podría reflejar actividad relacionada con procesos de control post-recuerdo (Hayama, Johnson y Rugg, 2007; Friedman y Johnson, 2000, para una revisión). Los privados habrían sido más eficientes al procesar los objetos nuevos, lo que a su vez facilitaría el procesamiento de los antiguos. Esta circunstancia podría deberse a la existencia de diferencias en procesos de monitorización o decisión. Por otra parte, las diferencias conductuales entre grupos también podrían explicarse atendiendo a la actividad registrada en la banda alfa bajo-1, donde el grupo de privados mostró una mayor desincronización que el grupo control para los objetos nuevos que sin embargo era menor en el caso de los antiguos. Por tanto, este patrón podría estar indicando un estado de mayor alerta en el grupo de privados durante el procesamiento de los objetos nuevos, lo que habría facilitado su posterior reconocimiento. De ser esto cierto, tanto el decremento en los tiempos de reacción como la mayor desincronización en alfa bajo-1 serían consecuencia de un aumento general de activación.

4.2 Efectos de la privación visual sobre el *priming* háptico

A pesar de que en ambos grupos se observó un importante efecto de *priming* de repetición, los participantes del grupo de privados realizaron la tarea de detección de simetría con mayor velocidad que el grupo control. Como en el caso de la memoria de reconocimiento, los resultados sugieren que los participantes privados podrían haber accedido a las representaciones de los objetos de manera más rápida.

Los ERPs relacionados con los estímulos repetidos mostraron una mayor positividad respecto a los nuevos. Este efecto de *repetition ERP* concuerda con los hallazgos previos descritos en literatura para este tipo de tareas. No obstante, a pesar de que ambos grupos exhibieron un incremento similar en el componente P300, los ERPs del grupo de privados presentaban una menor amplitud que se podría relacionar con un mayor despliegue de recursos atencionales. Además, la amplitud de los ERPs para objetos repetidos se redujo en los dos grupos (P1330), lo cual sería un reflejo de procesos de reconocimiento explícito. En esta sentido, el efecto tardío de memoria en los ERPs se solapaba temporalmente con una sincronización de la banda theta, que también se ha relacionado con procesos de memoria.

Por otra parte, los cambios en la actividad oscilatoria en la banda alfa bajo-1 podrían explicar las diferencias conductuales observadas entre ambos grupos. En el grupo de privados, los objetos nuevos y antiguos se asociaban respectivamente a una mayor y una menor desincronización respecto a los controles. Un estado de mayor alerta o *arousal* durante el procesamiento de objetos nuevos podría haber facilitado el procesamiento de los estímulos repetidos, al hacer posible que el procesamiento de estos se produjese en estados de menor nivel de alerta. Por tanto, la mayor rapidez de los participantes privados podría ser consecuencia de un aumento general de activación cognitiva durante el procesamiento de los objetos nuevos.

4.3 Efectos de la privación visual sobre la conducta y la actividad oscilatoria cerebral

Un primer efecto encontrado en ambas tareas se relaciona con el procesamiento de los objetos nuevos. En concreto, a nivel conductual los participantes privados los exploraban más rápidamente, mientras que a nivel cerebral se observó una mayor desincronización de alfa bajo-1. Puesto que este patrón de actividad EEG se asocia con un aumento de los niveles de alerta fásica o de *arousal* (Klimesch, 1999), es posible que el estado de privación haya incrementado el nivel de alerta de los participantes privados de modo que estos estuviesen más receptivos a la estimulación presentada en otras modalidades sensoriales. Como consecuencia de este hecho, se habría producido una facilitación en el procesamiento de los estímulos presentados en la modalidad táctil, lo que en último término habría producido un acceso más rápido a la representación de los

objetos en la memoria a largo plazo. Además, este aumento de actividad en alfa bajo-1 podría explicar el decremento en los tiempos de reacción observado en los dos estudios.

El segundo efecto evidente en las dos tareas es la menor desincronización de alfa bajo-1 para los objetos repetidos en el grupo de privados. Esta modulación de la actividad inducida se interpreta como resultado de un estado de menor alerta. Así, la exploración previa de los objetos nuevos en un estado de mayor alerta implicaría procesarlos con mayor eficiencia y permitiría ahorrar recursos atencionales a la hora de procesarlos durante una segunda presentación.

En su conjunto estos resultados podrían estar reflejando un beneficio relacionado con efectos de potenciación perceptiva en el grupo de privados. De este modo, la privación visual habría activado un mecanismo compensatorio que potenciaría las habilidades táctiles como consecuencia de cambios neurales en áreas occipitales (Weisser y cols., 2005). Numerosos estudios con ciegos sugieren que el cerebro se adapta a la privación visual desarrollando habilidades superiores en las modalidades preservadas (véase Lazzouni y Lepore, 2014 para una revisión) como consecuencia de una sobre-excitación del córtex occipital (Amedi y cols., 2003; 2004; Gougoux y col., 2005; Raz y cols., 2005; Stevens y cols., 2007). Además, con periodos de privación de cinco días también se han observado mejoras a nivel conductual asociadas a incrementos en la actividad en regiones occipitales (Merabet y cols., 2008; Pascual-Leone y Hamilton, 2001). Por tanto, las diferencias conductuales entre privados y controles que hemos observado podrían depender de cambios a nivel occipital. Es posible que, tras las dos horas de privación, se haya potenciado la actividad de las conexiones entre áreas occipitales y somatosensoriales (Pascual-Leone y Hamilton, 2001) permitiendo un procesamiento más eficiente de los estímulos nuevos. Sin embargo, no es posible establecer de manera concluyente una relación directa entre facilitación perceptiva y cambios en la actividad de áreas occipitales.

Una explicación alternativa podría establecerse tomando en cuenta los resultados en alfa bajo-1 y su relación con los mecanismos fisiológicos investigados en otros estudios de privación visual a corto plazo. En este sentido, se ha encontrado mecanismos fisiológicos que subyacen a la plasticidad cerebral a corto plazo dependen de disminuciones en la actividad GABAérgica, que a su vez se asocian con un aumento del número receptores NMDA y de la transmisión colinérgica (Boroojerdi y cols.,

2001). Estos mecanismos afectan tanto a la síntesis como a la captación de GABA_A (Fierro y cols., 2005). Consecuentemente, los fármacos agonistas de GABA inhiben los efectos de la privación visual, mientras que su bloqueo los potencia (Fierro y cols., 2005).

Por otro lado, la neurotransmisión de GABA está implicada en la generación de la actividad oscilatoria de alfa (Jensen, Mazaheri, 2010), que ejerce una acción inhibitoria sobre las neuronas piramidales (Jensen, Mazaheri, 2010). De hecho, los incrementos en alfa representan un filtro atencional de los aspectos no relevantes de una situación (Jensen, Mazaheri, 2010; Klimesch, 2012). La actividad alfa se incrementa en tareas de memoria de trabajo donde la demanda atencional varía con el periodo de retención, un proceso relacionado con la inhibición de las características del estímulo que resultan menos relevantes para realizar la tarea (Klimesch, 2012). Además, los fármacos agonistas de la acción GABAérgica aumentan la desincronización de alfa (Lozano-Soldevilla y cols., 2014). En concreto, se ha observado que administrar lorazepam (fármaco que se liga con los receptores GABA_A) incrementa la conductancia al cloruro reduciendo la sincronización de alfa, lo que se asocia con un aumento de los errores y los tiempos de reacción (Lozano-Soldevilla y cols., 2014). Por otro lado, la supresión de alfa se relaciona con un buen rendimiento en tareas atencionales (véase Klimesch, 1999 y Klimesch, 2012 para una revisión), donde se ha demostrado que un aumento en el nivel atencional puede inducirse a partir de la administración de fármacos agonistas colinérgicos. Así, Bauer y cols. (2012) mostraron un incremento en la supresión de alfa acompañada por una disminución en los tiempos de reacción tras la administración de fisostigmina, un inhibidor de la acetilcolinesterasa. Por otro lado, una posible interpretación de los datos de Lozano-Soldevilla y cols. (2014), implicaría que la administración de lorazepam reduce la desincronización de la actividad alfa contralateral, produciendo además un peor rendimiento a nivel conductual (Lozano-Soldevilla y cols., 2014).

Como hemos mencionado, la actividad de alfa se relaciona con la actividad de las interneuronas GABAérgicas (Klimesch y cols., 2007), que a su vez están involucradas en los eventos que desencadenan la privación visual a corto plazo. Por lo tanto, la actividad en esta banda permite realizar un acercamiento al estudio de este efecto de plasticidad cerebral. En ciegos, por ejemplo, la reducción de sincronización que se observa en alfa (Hawellek y cols., 2013) se ha relacionado con un aumento en la

excitabilidad del córtex visual (Hawellek y cols., 2013). En un reciente estudio se observó que tras someter a los participantes a una privación monocular a corto plazo la estimulación visual posterior del ojo privado incrementaba la actividad alfa, mientras que dicha actividad disminuía en el ojo no privado (Lunghi y cols., 2015b). Con anterioridad, Lunghi y cols. (2015a) habían demostrado que los niveles de concentración de GABA se reducen tras privación monocular a corto plazo y se asocian con efectos de potenciación perceptiva (Lunghi y cols., 2011). Por tanto, los resultados de estos estudios sugieren que la privación visual a corto plazo influye en la actividad alfa.

Considerando los hallazgos de estos trabajos, es posible que los cambios fisiológicos consecuencia de la privación visual expliquen nuestros resultados en la banda alfa-1. A este respecto, la inhibición GABAérgica disminuida puede haber causado una potenciación de tipo atencional en el grupo de privados como consecuencia de una mayor transmisión colinérgica. Por tanto, la mayor desincronización de alfa bajo-1 para los objetos nuevos en el grupo de privados podría constituir un correlato electroencefalográfico de este mecanismo de supresión GABAérgica. La activación de dicho mecanismo tendría su origen en una demanda atencional o de alerta aumentada que habría permitido un procesamiento más eficiente de los objetos, como se desprende de los tiempos de exploración inferiores. De acuerdo con esta interpretación, las modulaciones atencionales tendrían un mayor peso que los efectos perceptivos.

Hasta la fecha, únicamente el trabajo de Weisser y cols. (2005) ha investigado el efecto de privación visual utilizando medidas fisiológicas (fMRI) durante el procesamiento de estímulos táctiles con tiempos de privación equiparables a los empleados en esta tesis doctoral. En ese estudio, los participantes privados mostraron una disminución de la actividad en áreas visuales extraestriadas (V3A) asociada a un mejor rendimiento conductual. Sus autores interpretaron que estos resultados reflejaban una reducción de la dependencia de estas áreas en relación con los *inputs* visuales, que aumentaban sin embargo su eficacia sináptica para procesar las características de los estímulos a través de otras modalidades sensoriales (Weisser y cols., 2005). No obstante, evidencias posteriores (Merabet y cols., 2007) han demostrado que algunas regiones del córtex extraestriado (V3A) activas en el estudio de Weisser durante el procesamiento de estímulos táctiles, reciben en condiciones normales aferencias de otras regiones (probablemente el IPS) que ejercen una modulación *top-down* de carácter

inhibitorio. (Merabet y cols, 2007). Estas respuestas de supresión se verifican cuando un área cortical determinada está involucrada en el procesamiento de estímulos que no pertenecen a su modalidad sensorial (Merabet y cols, 2007; Burton y cols., 2010) y se han interpretado en términos de un mecanismo de filtro atencional (Merabet y cols., 2007) o de un aumento en el despliegue de recursos atencionales (Burton y cols., 2010). Según esta perspectiva, la mayor desactivación occipital observada por Weisser y cols. (2005) en su grupo de privados podría reflejar incrementos atencionales encaminados a un procesamiento más eficiente de los estímulos. Se han descrito procesos similares como consecuencia de la privación visual crónica, confirmando que un aumento en la movilización de recursos atencionales conllevaría una detección más rápida de los estímulos en tareas espaciales, tanto durante la discriminación de estímulos auditivos (Collignon y De Volder, 2009, Röder y cols., 1999; 2000), como táctil (Collignon y De Volder, 2009).

Esta interpretación ofrece una explicación complementaria a la que atribuye los cambios conductuales derivados de la privación visual a corto plazo a los efectos de la potenciación perceptiva táctil. En realidad, en los dos estudios que componen esta tesis doctoral no se han encontrado diferencias entre grupos que puedan reducirse a meras diferencias perceptivas, si bien la influencia de estos procesos no puede descartarse totalmente. En relación con estos resultados, los hallazgos encontrados en estudios con ciegos plantean la posibilidad de que los efectos de facilitación observados en tareas perceptivas táctiles puedan deberse más al uso constante que estas personas hacen del tacto que a una potenciación perceptiva derivada de la privación visual (Voss, 2011 para una revisión; véase los resultados de Wong y cols., 2011a).

4.4 Futuras líneas de investigación

Si bien nuestro experimento no estaba diseñado para investigar procesos atencionales o de alerta, una explicación en términos de estos procesos ofrece una explicación plausible de los resultados. La utilización de agonistas GABAérgicos en el contexto de la privación visual, junto con tareas en las que se modulan directamente los niveles de atención o alerta y la memoria de trabajo, permitiría comprobar si la modulación de la banda alfa puede explicarse según esta interpretación. En concreto, tras la privación visual debería observarse por un lado una mayor desincronización y una reducción en los tiempos de reacción en la tarea atencional y por otro una mayor

sincronización asociada con una reducción en los tiempos de reacción y en el número de errores en la tarea de memoria de trabajo. Estos resultados deberían de revertirse tras la administración farmacológica de un agonista GABAérgico.

4.5 Conclusiones

Las principales aportaciones de la presente tesis doctoral son las siguientes:

- Proporciona evidencia que sugiere que la privación visual a corto plazo se asocia con efectos de facilitación conductual.
- Proporciona evidencia que sugiere que la privación visual a corto plazo induce cambios en la actividad oscilatoria cerebral. Dichos cambios permiten explicar los efectos de facilitación conductual y parecen relacionarse con procesos atencionales.
- Además, proporciona evidencia adicional respecto a la existencia de efectos ERP de memoria en la modalidad háptica: dichos efectos son observables tras un periodo de privación visual.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Alary, F., Duquette, M., Goldstein, R., Chapman, C.E., Voss P, La Buissonnière-Ariza, V., Lepore, F. (2009). Tactile acuity in the blind: a closer look reveals no superiority over the sighted in pure tactile tasks. *Neuropsychologia*, 47(10), 2037–43.
- Amedi, A., Floel, A., Knecht, S., Zohary, E., Cohen, L.G., (2004). Transcranial magnetic stimulation of the occipital pole interferes with verbal processing in blind subjects. *Nature Neuroscience*, 7(11), 1266–1270.
- Amedi, A., Malach, R., Hendler, T., Peled, S. & Zohary, E. (2001). Visuo-haptic object related activation in the ventral visual pathway. *Nature Neuroscience*, 4(3), 324–330.
- Amedi, A., Raz, N., Pianka, P., Malach, R. & Zohary, E. (2003). Early ‘visual’ cortex activation correlates with superior verbal memory performance in the blind. *Nature Neuroscience*, 6(7), 758–766.
- Amedi, A., von Kriegstein, K., van Atteveldt, N. M., Beauchamp, M. S. & Naumer, M. J. (2005). Functional imaging of human crossmodal identification and object recognition. *Experimental Brain Research*, 166(3–4), 559–57.
- American EEG Society (1991). Guidelines for standard electrode position nomenclature. *Journal of Clinical NeuroPsychology*, 8(2), 200–201.
- Bach-y-Rita, P. (1987). Brain Plasticity as a Basis of Sensory Substitution. *Neurorehabilitation and neural repair*, 1(2), 67–71.
- Ballesteros, S., Bischof, G.N., Goh, J.O., Park, D.C. (2013). Neural correlates of conceptual object priming in young and older adults: an event-related functional magnetic resonance imaging study. *Neurobiology of Aging*, 34(4):1254–64.
- Bauer, M., Kluge, C., Bach, D., Bradbury, D., Heinze, H.J., Dolan, R.J., Driver, J. (2012). Cholinergic enhancement of visual attention and neural oscillations in the human brain. *Current Biology*, 22(5), 397–402.
- Ballesteros, S., Manga, D., Reales, J.M., (1997). Haptic discrimination of bilateral symmetry in 2-dimensional and 3-dimensional unfamiliar displays. *Perception & Psychophysics*, 59(1), 37–50.

- Ballesteros, S., Millar, S., Reales, J.M. (1998). Symmetry in haptic and in visual shape perception. *Perception & Psychophysics*, 60 (3), 389–404.
- Ballesteros, S., Reales, J.M., Manga, D. (1999). Implicit and explicit memory for familiar and novel objects presented to touch. *Psicothema*, 11(4), 785–800.
- Ballesteros, S., Reales, J.M., (2004). Visual and haptic discrimination of symmetry in unfamiliar displays extended in the z-axis. *Perception*, 33 (3), 315–327.
- Boroojerdi, B., Battaglia, F., Muellbacher, W & Cohen, L.G. (2001). Mechanisms underlying rapid experience-dependent plasticity in the human visual cortex. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 98(25), 14698–14701.
- Boroojerdi, B., Bushara, K.O., Corwell, B., Immisch, I., Battaglia, F., Muellbacher, W., Cohen, L.G. (2000). Enhanced excitability of the human visual cortex induced by short-term light deprivation. *Cerebral Cortex*, 10(5), 529–534.
- Büchel, C., Price, C., Frackowiak, R.S., and Friston, K. (1998). Different activation patterns in the visual cortex of late and congenitally blind subjects. *Brain*, 121(Pt.3), 409–419.
- Bugli, C. and Lambert, P. (2007). Comparison between Principal Component Analysis and Independent Component Analysis in Electroencephalograms Modelling. *Biometrical Journal*, 49(2), 312–327.
- Burton, H., Sinclair, R.J. & McLaren, D.G. (2004). Cortical activity to vibrotactile stimulation: an fMRI study in blind and sighted individuals. *Human Brain Mapping*, 23(4), 210–228.
- Burton, H., Sinclair, R. J., & Dixit, S. (2010). Working memory for vibrotactile frequencies: comparison of cortical activity in blind and sighted Individuals. *Human Brain Mapping*, 31(11), 1686–1701.
- Burton, H., Snyder, A.Z., Conturo, T.E., Akbudak, E., Ollinger, J.M., and Raichle, M. E. (2002). Adaptive changes in early and late blind: a fMRI study of Braille reading. *Journal of Neurophysiology*, 87(1), 589–607.
- Carretié, L. (2001). *Psicofisiología*. Madrid: Pirámide.

- Carretié, L., Tapia, M., Mercado, F., Albert, J., López-Martín, S., de la Serna, J.M. (2004). Voltage-based versus factor score-based source localization analyses of electrophysiological brain activity: a comparison. *Brain Topography*, 17(2), 109–115.
- Chapman, R.M. & McCrary, J.W. (1995). EP Component identification and measurement by principal component analysis. *Brain and Cognition*, 27(3), 288–997.
- Cohen, M. X. (2014). Analyzing Neural Time Series Data: Theory and Practice. *Issues in Clinical and Cognitive Neuropsychology*. Cambridge, MA.
- Cohen, L.G., Weeks, R.A., Sadato, N., Celnik, P., Ishii, K., Hallett, M. (1999). Period of susceptibility for cross-modal structural changes in the blind. *Annals of Neurology*, 45(4), 451–460.
- Collignon, O., De Volder, A.G. (2009). Further Evidence That Congenitally Blind Participants React Faster to Auditory and Tactile Spatial Targets. *Canadian Journal of Experimental Psychology*, 63(4), 287–93.
- Cooper, L.A., Schacter, D.L., Ballesteros, S., Moore, C., (1992). Priming and recognition of transformed three-dimensional objects: effects of size and reflection. *Journal of Experimental Psychology. Learning, Memory, and Cognition*, 18(1), 43–57.
- Corbetta, M., Patel, G., Shulman, G.L. (2008). The reorienting system of the human brain: from environment to theory of mind. *Neuron*, 58(3), 306–24.
- Corbetta, M., Shulman, G.L. (2002). Control of goal-directed and stimulus-driven attention in the brain. *Nature reviews.Neuroscience*, 3(3), 201–215.
- Craddock, M., Lawson, R., (2008). Repetition priming and the haptic recognition of familiar and unfamiliar objects. *Perception & Psychophysics*. 70(7), 1350–1365.
- Crabtree, C.E., Norman, J.F. (2014). Short-Term Visual Deprivation, Tactile Acuity, and Haptic Solid Shape Discrimination. *PLoS ONE*, 9(11), e112828.
- Curran, T. (2000). Brain potentials of recollection and familiarity. *Memory & cognition*, 28(6), 923–938.

- Curran, T. & Cleary, A. M. (2003). Using ERPs to dissociate recollection from familiarity in picture recognition. *Brain Research. Cognitive Brain Research*, 15(2), 191–205.
- Curran, T. & Dien, J. (2003). Differentiating amodal familiarity from modality-specific memory processes: An ERP study. *Psychophysiology*, 40(6), 979–988.
- Davidson PW, Barnes JK, Mullen G (1974). Differential effects of task memory demand on haptic matching of shape by blind and sighted humans. *Neuropsychologia*, 12(3), 395–397.
- D’Angiulli, A., Waraich, P. (2002). Enhanced tactile encoding and memory recognition in congenital blindness. *International Journal of Rehabilitation Research*, 25(2), 143–145.
- Delorme, A., Makeig, S., 2004. EEGLAB: an open source toolbox for analysis of single trial EEG dynamics including independent component analysis. *Journal of Neuroscience Method*, 134(1), 9–21.
- Deschamps, I., Baum, S.R., Gracco, V.L. (2014). On the role of the supramarginal gyrus in phonological processing and verbal working memory: Evidence from rTMS studies. *Neuropsychologia*, 53, 39–46
- Desmurget, M., Reilly, K.T., Richard, N., Szathmari, A., Mottolese, C., Sirigu, A. Movement intention after parietal cortex stimulation in humans. *Science*, 324(5928), 811–813.
- Dien, J., Frishkoff, G. (2005). Principal components analysis of event-related potential datasets. In: Handy, T. (Ed.), *Event-Related Potentials: A Methods Handbook*, 189–208. MIT Press, Cambridge, MA.
- Dien, J., Spencer, K.M., Donchin, E. (2003). Localization of event-related potentials novelty response as defined by principal components analysis. *Cognitive Brain Research*, 17(3), 637–650.
- Dien, J., (2010). Evaluating two-step PCA of ERP data with geomin, infomax, oblimin, promax, and varimax rotations. *Psychophysiology*, 47(1), 170–183.

- Doppelmayr, M., Klimesch, W., Pachinger, T., Ripper, B. (1998). Individual differences in brain dynamics: important implications for the calculation of event-related band power. *Biological Cybernetics*, 79(1), 49–57
- Duarte, A., Ranganath, C., Trujillo, C. & Knight, R. T. (2006). Intact recollection memory in high-performing older adults: ERP and behavioral evidence. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 18(1), 33–47.
- Duffau, H. (2006). Brain plasticity: From pathophysiological mechanisms to therapeutic applications. *Journal of Clinical Neuroscience*, 13(9), 885–897
- Easton RD, Srinivas K, Greene AJ (1997) Do vision and haptics share common representations? Implicit and explicit memory within and between modalities. *Journal of experimental psychology. Learning, memory, and cognition*, 23(1), 153–163.
- Fabiani, M., Gratton, G., & Federmeier, K. D. (2007). Event-related brain potentials: Methods, theory and applications. In J. Cacioppo, L.G. Tassinary, & G.G. Berntson (Eds.), *Handbook of Psychophysiology* (3^a Ed.), 85–119. Cambridge: Cambridge University Press.
- Facchini, S., and Aglioti, S.M. (2003). Short term light deprivation increases tactile spatial acuity in humans. *Neurology*, 60(12), 1998–1999.
- Friedman, D. & Johnson, R. (2000). Event-related potential (ERP) studies of memory encoding and retrieval: A selective review. *Microscopy Research and Technique*, 51(1), 6–28.
- Friedman, D., Cycowicz, Y., 2006. Repetition priming of possible and impossible objects from ERP and behavioral perspectives. *Psychophysiology*, 43(6), 569–578.
- Friedman, D., Nessler, D., & Johnson, R. (2007). Memory encoding and retrieval in the aging brain. *Clinical EEG and Neuroscience*, 38(1), 2–7
- Goldreich, D., Kanics, I.M. (2003). Tactile acuity is enhanced in blindness. *The Journal of Neuroscience*, 23(8), 3439–3445.

- Gougoux, F., Zatorre, R.J., Lassonde, M., Voss, P., Lepore, F. (2005). A functional neuroimaging study of sound localization: visual cortex activity predicts performance in early-blind individuals. *PLoS Biology*, 3, e27.
- Greenhouse, S., Geisser, S. (1959). On methods in the analysis of profile data. *Psychometrika*, 24(2), 95–112.
- Grim, V.E., Samuel, D. (1976). The effects of dark isolation on the performance of a black-white discrimination task in the rat. *International Journal of Neuroscience*, 7(1), 1–7.
- Groh-Bordin, C., Zimmer, H.D., Mecklinger, A., 2005. Feature binding in perceptual priming and in episodic object recognition: evidence from event-related brain potentials. *Cognitive Brain Research*, 24(3), 556–567.
- Groppe, D.M., Urbach, T.P., Kutas, M. (2011). Mass univariate analysis of event-related brain potentials/fields I: A critical tutorial review. *Psychophysiology*, 48(12), 1711–1725.
- Grunwald, M., Weiss, T., Krause, W., Beyer, L., Rost, R., Gutberlet, I., Gertz, H.-J. (1999). Power of theta waves in the EEG of human subjects increases during recall of haptic information. *Neuroscience. Letter*, 260(3), 189–192.
- Grunwald, M., Weiss, T., Krause, W., Beyer, L., Rost, R., Gutberlet, I., Gertz, H.-J. (2001). Theta power in the EEG of humans during ongoing processing in a haptic object recognition task. *Brain Research. Cognitive Brain Research*, 11(1), 33–37.
- Hayama, H. R., Johnson, J. D. & Rugg, M. D. (2008). The relationship between the right frontal old/new ERP effect and post-retrieval monitoring: Specific or nonspecific? *Neuropsychologia*, 46(5), 1211–1223.
- Hanslmayr, S., Spitzer, B., and Bäuml, K.-H. (2009a). Brain oscillations dissociate between semantic and nonsemantic encoding of episodic memories. *Cerebral Cortex*, 19(7), 1631–1640.

- Hanslmayr, S., Staudigl, T. and Fellner, M.-C. (2012) Oscillatory power decreases and long-term memory: the information via desynchronization hypothesis. *Frontiers in Human Neuroscience*, 6–74.
- Harris, J.A, Harris, I.M., Diamond ME (2001). The topography of tactile learning in humans. *The Journal of Neuroscience*, 21(3), 1056–1061.
- Harris, J.D., Cutmore, T.R.H., O’Gorman, J., Finnigan, S., Shum, D. H. K. (2013). Electrophysiological Correlates of Perceptual Auditory Priming Without Explicit Recognition Memory. *Journal of Psychophysiology*, 27, 185–195.
- Hawellek, D.J., Schepers, I.M., Roeder, B., Engel, A.K., Siegel, M., Hipp, J.F. (2013). Altered Intrinsic Neuronal Interactions in the Visual Cortex of the Blind. *The Journal of Neuroscience*, 33(43), 17072–17080.
- Herrmann, C.S., Mecklinger, A., Pfeifer, E., (1999). Gamma responses and ERPs in a visual classification task. *Clinical Neurophysiology*, 110(4), 636–642.
- Jacobs, J., Hwang, G., Curran, T., Kahana, M., 2006. EEG oscillations and recognition memory: theta correlates of memory retrieval and decision making. *NeuroImage*, 32(2), 978–987.
- James, T. W., Humphrey, G. K., Gati, J. S., Servos, P., Menon, R. S. & Goodale, M. A. (2002). Haptic study of three-dimensional objects activates extrastriate visual areas. *Neuropsychologia*, 40(10), 1706–1714.
- Jensen, O., Mazaheri, A. (2010). Shaping Functional Architecture by Oscillatory Alpha Activity: Gating by Inhibition. *Frontiers in Human Neuroscience*, 4, 186.
- Johnson, R. Jr. (1995). Event-related potential insights into the neurobiology of memory systems. In: Boller, F., Grafman, J. (Eds.). *The handbook of neuropsychology*, 10, 135–164. Amsterdam: Elsevier Science Publishers.
- Jung, T.P., Makeig, S., Humphries, C., Lee, T.W., McKeown, M.J., Iragui, V., Sejnowski, T. J. (2000a). Removing electroencephalographic artifacts by blind source separation. *Psychophysiology*, 37 (2), 163–178.

- Jung, T.P., Makeig, S., Westerfield, M., Townsend, J., Courchesne, E., Sejnowski, T.J., (2000b). Removal of eye activity artifacts from visual event-related potentials in normal and clinical subjects. *Clinical Neurophysiology*, 111 (10), 1745–1758.
- Kauffman, T., Theoret, H. & Pascual-Leone, A. (2002). Braille character discrimination in blindfolded human subjects. *NeuroReport*, 13(5), 571–574.
- Klatzky, R.L., Lederman, S.J., Metzger, V.A., 1985. Identifying objects by touch: an “expert system”. *Perception & Psychophysics*, 37(4), 299–302.
- Klimesch, W., (1999). EEG alpha and theta oscillations reflect cognitive and memory performance: a review and analysis. *Brain Research Review*, 29 (2–3), 169–195.
- Klimesch, W., (2012). Alpha-band oscillations, attention, and controlled access to stored information. *Trends in Cognitive Sciences*, 6(12), 606–17.
- Klimesch, W., Doppelmayr, M., Russegger, H., Pachinger, T., Schwaiger, J., (1998a). Induced alpha band power changes in the human EEG and attention. *Neuroscience Letter*, 244(2), 73–76.
- Klimesch, W., Doppelmayr, M., Schwaiger, J., Winkler, T. & Gruber, W. (2000). Theta oscillations and the ERP old/new effect: Independent phenomena? *Clinical Neurophysiology*, 111(5), 781–793.
- Klimesch, W., Doppelmayr, M., Yonelinas, A., Kroll, N.E., Lazzara, M., Röhm, D., Gruber, V. (2001). Theta synchronization during episodic retrieval: neural correlates of conscious awareness. *Brain research. Cognitive brain research*, 12(1), 33–38.
- Klimesch, W., Hanslmayr, S., Sauseng, P., Gruber, W., Brozinsky, C.J., Kroll, N.E., Yonelinas, A.P., Doppelmayr, M. (2006). Oscillatory EEG correlates of episodic trace decay. *Cerebral Cortex*, 16(2), 280–290.
- Klimesch, W., Russegger, H., Doppelmayr, M., Pachinger, T., (1998b). A method for the calculation of induced band power: implications for the significance of brain oscillations. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology/Evoked Potentials Section*, 108(2), 123–130.

- Klimesch, W., Sauseng, P., Hanslmayr, S., (2007). EEG alpha oscillations: the inhibition timing hypothesis. *Brain Research Review*, 53(1), 63–88.
- Kupers, R., Fumal, A., de Noordhout, A.M., Gjedde, A., Schoenen, J., Ptito, M., (2006). Transcranial magnetic stimulation of the visual cortex induces somatotopically organized qualia in blind subjects. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 103(35), 13256–13260.
- Kupers, Ptito (2014). Compensatory plasticity and cross-modal reorganization following early visual deprivation. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, 41, 36–52.
- Lacey & Sathian (2014). Visuo-haptic multisensory object recognition, categorization and representation. *Frontiers in Psychology*, 5, 730.
- Lawson, A.L., Guo, C., Jiang, Y., 2007. Age effects on brain activity during repetition priming of targets and distracters. *Neuropsychologia*, 45 (6), 1223–1231.
- Lazzouni, L., & Lepore, F. (2014). Compensatory plasticity: time matters. *Frontiers in Human Neuroscience*, 8, 340.
- Lederman, S.J., Klatzky, R.L., (1987). Hand movements: a window into haptic object recognition. *Cognitive Psychology*, 19 (3), 342–368.
- Lehmann, D., Skrandies, W. (1980). Reference-free identification of components of checkerboard-evoked multichannel potential fields. *Electroencephalography and clinical neurophysiology*, 48 (6), 609–21
- Lewald, J. (2007). More accurate sound localization induced by short-term light deprivation. *Neuropsychologia*, 45(6), 1215–1222
- Lopes da Silva, F.H. (2006). Event-related neural activities: what about phase? In C. Neuper & W. Klimesch (Eds.), *Event-related dynamics of brain oscillations*, 2–17. Amsterdam: Elsevier.
- Lopez-Calderon, J., & Luck, S. J. (2014). ERPLAB: an open-source toolbox for the analysis of event-related potentials. *Frontiers in Human Neuroscience*, 8, 213.

- Lozano-Soldevilla, D., ter Huurne, N., Cools, R., Jensen, O. (2014). GABAergic Modulation of Visual Gamma and Alpha Oscillations and Its Consequences for Working Memory Performance. *Current Biology*, 24, (24), 2878–2887
- Lucan, J.N., Foxe, J.J., Gomez-Ramirez, M., Sathian, K., Molholm, S. (2010). Tactile shape discrimination recruits human lateral occipital complex during early perceptual processing. *Human Brain Mapping*, 31(11), 1813–1821.
- Lunghi, C., Burr, D.C. & Morrone, C. (2011). Brief periods of monocular deprivation disrupt ocular balance in human adult visual cortex. *Current Biology*, 21, R538–539.
- Lunghi, C., Berchicci, M., Morrone, C., and Di Russo, F. (2015b). Short-term monocular deprivation alters early components of visual evoked potentials. *The Journal of Physiology*, 593 (19), 4361–4372
- Lunghi, C., Emir, U.E., Morrone, M.C. & Bridge, H. (2015a). Short-term monocular deprivation alters GABA in the adult human visual cortex. *Current Biology*, 25(11), 1496–1501.
- Malenka, R.C., Nicoll, R.A. (1999). Long-term potentiation-a decade of progress? *Science*, 17 (285), 1870–1874.
- Makeig, S., Jung, T.P., Bell, A.J., Ghahremani, D., Sejnowski, T.J., 1997. Blind separation of auditory event-related brain responses into independent components. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 94(20), 10979–10984.
- Merabet, L.B., Hamilton, R., Schlaug, G., Swisher, J.D., Kiriakopoulos, E.T., Pitskel, N.B., , Kauffman, T, Pascual-Leone, A. (2008). Rapid and reversible recruitment of early visual cortex for touch. *PLoSOne*, 3, e3046.
- Merabet, L.B., Maguire, D., Warde, A., Alterescu, K., Stickgold, R., and Pascual Leone, A.(2004). Visual hallucinations during prolonged blindfolding in sighted subjects. *The Official Journal of the North American Neuro-Ophthalmology Society*, 24(2), 109–113.

- Merabet., L.B., & Pascual-Leone, A. (2010). Neuronal reorganization following sensory loss: the opportunity of change. *Nature Reviews*, 11(1) 44–52.
- Merabet LB, Swisher JD, McMains SA, Halko MA, Amedi A, Pascual Leone, A., Somers, D.C. (2007). Combined activation and deactivation of visual cortex during tactile sensory processing. *Journal of Neurophysiology*, 97(2), 1633–1641.
- Morup, M., Hansen, L.K., Arnfred, S.M., (2007). ERPWAVELAB a toolbox for multichannel analysis of time-frequency transformed event-related potentials. *Journal of Neuroscience Method*, 121 (2), 361–368.
- Mulert, C., Jäger, L., Schmitt, R., Bussfeld, P., Pogarell, O., Möller, H.J., Juckel, G., Hegerl, U. (2004). Integration of fMRI and simultaneous EEG:towards a comprehensive understanding of localization and time-course of brain activity in target detection. *Neuroimage*, 22(1), 83–94.
- Nichols, T.E., Holmes, A.P. (2002). Non parametric permutation tests for functional neuroimaging: a primer with examples. *Human Brain Mapping*, 15(1), 1–25.
- Noppeney, U., (2007). The effects of visual deprivation on functional and structural organization of the human brain. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, 31(8), 1169–80.
- Norman, J.F., Bartholomew, A.N. (2011). Blindness enhances tactile acuity and haptic 3-D shape discrimination. *Attention, perception & psychophysics*, 73(7), 2323–2331.
- Oldfield, R.C., (1971). The assessment and analysis of handedness: the Edinburgh inventory. *Neuropsychologia* 9(1), 97–113.
- Paller, K., Voss, J. & Boehm, S. (2007). Validating neural correlates of familiarity. *Trends in Cognitive Sciences*, 11(6), 243–250.
- Pascual-Leone, A., and Hamilton, R.(2001).The metamodal organization of the brain. *Progress in Brain Research*, 134, 427–445.

- Pascual-Marqui, R.D. (2002). Standardized low-resolution brain electromagnetic tomography (sLORETA): technical details. *Methods and findings in experimental and clinical pharmacology*, 24, Suppl. D 5–12.
- Penney, T.B., Mecklinger, A., Hilton, H.J., Cooper, L.A. (2000). Priming and recognition of novel 3D objects: guidance from event-related potentials. *Cognitive Science Quarterly*, 1, 69–92.
- Penney, T.B., Mecklinger, A., Nessler, D. (2001). Repetition related ERP effects in a visual object target detection task. *Brain Research. Cognitive Brain Research*, 10 (3), 239–25.
- Pfurtscheller, G., Lopes da Silva, F.H., (1999). Event-related EEG/MEG synchronization and desynchronization: basic principles. *Clinical Neurophysiology*, 110 (11), 1842–1857.
- Picton, T.W., Bentin, S., Berg, P., Donchin, E., Hillyard, S.A., Johnson, R., Miller, G.A., Ritter, W., Ruchkin, D.S., Rugg, M.D. and Taylor, M.J. (2000), Guidelines for using human event-related potentials to study cognition: Recording standards and publication criteria. *Psychophysiology*, 37(2), 127–152.
- Pizzagalli, D. A. (2007). Electroencephalography and high-density electrophysiological source localization. In J. Cacioppo, L. Tassinary, & G. Berntson (Eds.). *The handbook of psychophysiology* (3rd ed.), 56–84. New York: Cambridge University Press.
- Proulx, M. J., Brown D. J., Pasqualotto A., Meijer P. (2014). Multisensory perceptual learning and sensory substitution. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, 41,16–25.
- Raz, N., Amedi, A., Zohary, E. (2005). V1 activation in congenitally blind humans is associated with episodic retrieval. *Cerebral Cortex* 15(9), 1459–1468.
- Reales, J.M., Ballesteros, S. (1999). Implicit and explicit memory for visual and haptic objects: cross-modal priming depends on structural descriptions. *Journal of Experimental Psychology: Learning, Memory and Cognition*, 25(3), 644–663.

- Ricciardi, E., Bonino, D., Pellegrini, S., Pietrini, P. (2014). Mind the blind brain to understand the sighted one! Is there a supramodal cortical functional architecture? *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, 41, 64–77.
- Röder, B, Teder-Sälejärvi, W., Sterr, A., Rösler, F., Hillyard, S.A., Neville, H.J. (1999). Improved auditory spatial tuning in blind humans. *Nature*, 400(6740), 162–166.
- Röder, B, Rösler, F, Neville, H.J. (2000). Event-related potentials during language processing in congenitally blind and sighted people. *Neuropsychologia*, 38(11), 1482–1502.
- Röder, B., Rösler, F., Neville, H.J. (2001). Auditory memory in congenitally blind adults: a behavioral-electrophysiological investigation. *Brain research. Cognitive brain research*, 11(2), 289–303.
- Rugg, M. D. (1995). ERP studies of memory. In M. D. Rugg, & M. G. H. Coles (Eds.), *Electrophysiology of mind*, 132–170. New York: Oxford University Press.
- Rugg, M.D. & Curran, T. (2007). Event-related potentials and recognition memory. *Trends in Cognitive Sciences*, 11(6), 251–257.
- Rugg, M.D., Henson, R.N.A. (2002). Episodic memory retrieval: an (event-related) functional neuroimaging perspective. In: Parker AE, Wilding EL, Bussey T, (Eds.). *The cognitive neuroscience of memory encoding and retrieval*. Psychology Press;
- Rugg, M.D., Mark, R.E., Walla, P., Schloerscheidt, A.M., Birch, C.S., Allan, K. (1998a). Dissociation of the neural correlates of implicit and explicit memory. *Nature*, 392(6676), 595–598.
- Rugg, M.D., Schloerscheidt, A.M., Mark, R.E. (1998b). An electrophysiological comparison of two indices of recollection. *Journal of Memory and Language*, 39(1), 47–69.
- Rugg, M.D., Soardi, M., Doyle, M.C. (1995). Modulation of event-related potentials by the repetition of drawings of novel objects. *Brain research. Cognitive brain research*, 3(1), 17–24.

- Sanquist, T.F. et al. (1980). Electrocortical signs of levels of processing: perceptual analysis and recognition memory. *Psychophysiology*, 17(6), 568–576.
- Santos, E., Noggle, C.A. (2011). Synaptic Pruning. In Goldenstein, S. & Naglieri, J. A. (Eds.), *Encyclopedia of Child Behavior and Development*, 1464–1465. Springer US.
- Sathian, K., and Stilla, R. (2010). Cross-modal plasticity of tactile perception in blindness. *Restorative Neurology and Neuroscience*, 28(2), 271–281.
- Sathian, K., Zangaladze, A. (1997) Tactile learning is task specific but transfers between fingers. *Perception & Psychophysics*, 59(1), 119–128.
- Schacter, D.L., Church, B.A., (1992). Auditory priming: implicit and explicit memory for words and voices. *Journal of Experimental Psychology. Learning, Memory and Cognition*, 18(5), 915–993.
- Schacter, D.L., Church, B. (1995). Implicit memory in amnesic patients: when is auditory priming spared? *Journal of the International Neuropsychological Society*, 1(5), 434–442.
- Sebastián M, Ballesteros S. (2012). Effects of normal aging on event-related potentials and oscillatory brain activity during a haptic repetition priming task. *Neuroimage*, 60(1), 7–20.
- Sebastián, M., Reales, J. M., Ballesteros, S. (2011). Aging affects event-related potentials and brain oscillations: a behavioral and electrophysiological study using a haptic recognition memory task with familiar objects. *Neuropsychologia*, 49(14), 3967–3980.
- Segaert, K, Weber, K., de Lange, F.P., Petersson, K.M., Hagoort, P. (2013). The suppression of repetition enhancement: a review of fMRI studies. *Neuropsychologia*, 51(1), 59–66.
- Skrandies, W. (1990). Global field power and topographic similarity. *Brain Topography*, 3(1), 137–141.

- Stevens, A.A., Snodgrass, M., Schwartz, D., Weaver, K., 2007. Preparatory activity in occipital cortex in early blind humans predicts auditory perceptual performance. *Journal of Neuroscience*, 27(40), 10734–10741.
- Talairach, J., Tournoux, P (1988). Co-planar Stereotaxic Atlas of the Human Brain. *3-dimensional Proportional System: An Approach to Cerebral Imaging*. Thieme Medical Publishers, New York.
- Tartaglia, E.M., Mongillo, G., Brunel, N. (2015). On the relationship between persistent delay activity, repetition enhancement and priming. *Frontiers in psychology*, 5, 1590
- Van Strien, J. W., Hagenbeek, R. E., Stam, C. J., Rombouts, S. A. & Barkhof, F. (2005). Changes in brain electrical activity during extended continuous word recognition. *Neuroimage*, 26(3), 952–959.
- Veraart, C., DeVolder, A.G., Wanet Defalque, M.C., Bol, A., Michel, C., and Goffinet, A.M.(1990). Glucose utilization in human visual cortex is abnormally elevated in blindness of early onset but decreased in blindness of late onset. *Brain Research*, 510(1), 115–121.
- Vilberg, K.L. and Rugg, M.D. (2008). Memory retrieval and the parietal cortex: a review of evidence from a dual-process perspective. *Neuropsychologia*, 46(7), 1787–1799.
- Vitacco, D., Brandeis,D., Pascual-Marqui, R., Martin,E., (2002). Correspondence of event related potential tomography and functional magnetic resonance imaging during language processing. *Human Brain Mapping*, 17(1), 4–12.
- Voss, P. (2011). Superior Tactile Abilities in the Blind: Is Blindness Required? *The Journal of Neuroscience*, 31(33):11745–11747.
- Voss, P., Lassonde, M., Gougoux, F., Fortin, M., Guillemot, J.P., Lepore, F. (2004) Early and late-onset blind individuals show supra-normal auditory abilities in far-space. *Current Biology*, 14(19), 1734–1738.
- Warren, L.R. (1980). Evoked-potential correlates of recognition memory. *Biological Psychology*, 11(1), 21–35.

- Weisser, V., Stilla, R., Peltier, S., Hu, X. & Sathian, K. (2005). Short-term visual deprivation alters neural processing of tactile form. *Experimental Brain Research*, 166(3–4), 572–582.
- Wilding, E.L. and Rugg, M.D. (1996). An event-related potential study of recognition memory with and without retrieval of source. *Brain* 119, 889–905
- Werhahn, K.J., Mortensen, J., Van Boven, R.W., Zeuner K.E., and Cohen, L.G. (2002). Enhanced tactile spatial acuity and cortical processing during acute hand deafferentation. *Nature neuroscience*, 5(10), 936–8.
- Wong, M., Gnanakumaran, V., and Goldreich, D. (2011a). Tactile spatial acuity enhancement in blindness: evidence for experience-dependent mechanisms. *The Journal of Neuroscience*, 31(19), 7028–7037.
- Wong, M., Hackeman, E., Hurd, C., and Goldreich, D. (2011b). Short-term visual deprivation does not enhance passive tactile spatial acuity. *PLoSOne*, 6, e25277.
- World Medical Association (2013). World Medical Association Declaration of Helsinki Ethical Principles for Medical Research Involving Human Subjects. *The Journal of the American Medical Association*, 310(20), 2191–2194.
- Worsham, R.W., D’Amato, M.R. (1973). Ambient light, white noise, and monkey vocalization as sources of interference in visual short-term memory in monkeys. *Journal of Experimental Psychology*, 99(1), 99–105.

APÉNDICE DOCUMENTAL

Lista de objetos

abrebotellas	alicates	altavoz	armónica
azucarero	biberón	bobina	bolígrafo
bombilla	botella	brocha	cafetera
calculadora	candado	cascanueces	cascos
cassette	cazo	cenicero	cepillo
chanclas	chupete	cigarro	colador
copa	cortaúñas	cuaderno	cubitera
cuchara	cuchillo	cuenco	desodorante
destornillador	diadema	enchufe	esparadrapo
exprimidor	gafas	grapadora	guante
hucha	huevera	huevo	interruptor
jarra	kleenex	lata	máscara
mechero	metro	micrófono	monedero
paraguas	patito	peine	pelota
peonza	pila	pinza	pipa
plato	sacacorchos	sacapuntas	salero
sartén	taza	tenedor	tornillo
tuerca	vaso	vela	yogur